P. 260 C 1
(2e ex).

ISBN 2-85653-104-9

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME 114

Guy BOUCHER

FACTEURS D'ÉQUILIBRE D'UN PEUPLEMENT DE NÉMATODES DES SABLES SUBLITTORAUX

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Ve)

1980

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,

38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris

C.C.P. : Paris 9062-62 Y

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1939).

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895. Depuis 1979, divisé en 3 sections : A (Zoologie, Biologie et Écologie animales), B (Botanique, Biologie et Écologie végétales, Phytochimie), C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie). 4 livraisons par an.

Les grands Naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1935. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A (Zoologie) ; B (Botanique) ; C (Sciences de la Terre) ; D (Sciences physico-chimiques).

Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).

Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

Source : MNHN, Paris

Pr 260 C1

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, Tome 114

FACTEURS D'ÉQUILIBRE D'UN PEUPLEMENT DE NÉMATODES DES SABLES SUBLITTORAUX

par

Guy BOUCHER *

SOMMAIRE

RÉSUMÉ 5

INTRODUCTION 7

CHAPITRE I. — CARACTÉRISTIQUES DU MILIEU 9

1) Hydrodynamisme et granulométrie 9
2) Cycle thermique au niveau du fond 11
3) Niveau d'oxydoréduction 13
4) Teneur en matière organique 14
5) Densités bactériennes 16
6) Biomasse pigmentaire 17
7) Composition de la macrofaune 19

CHAPITRE II. — ÉVALUATION DES DENSITÉS DE NÉMATODES ET DE COPÉPODES 20

1) Justification de la technique de prélèvement 20
2) Composition de la Méiofaune totale 24
3) Limite de confiance de la densité moyenne 24
4) Variations saisonnières des densités observées 26

CHAPITRE III. — COMPOSITION DU PEUPLEMENT DE NÉMATODES 29

1) Composition des différents ordres, familles et genres 29
2) Liste faunistique 29

CHAPITRE IV. — STRUCTURE DU PEUPLEMENT 37

1) Structure trophique de la communauté 37
2) Diversité du peuplement 39

* Laboratoire de Zoologie (Vers), Muséum National d'Histoire Naturelle, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05 — Centre d'Études d'Océanographie et de Biologie marine, 29211 Roscoff.

Source : MNHN, Paris

3) Relations d'abondance entre les espèces 41
4) Influence de la saison sur la structure du peuplement 44
5) Influence du nombre d'espèces étudiées sur la stabilité 44
6) Évolution saisonnière des espèces de Nématodes 47
7) État de maturité du peuplement 47

CHAPITRE V. — RÉPARTITION VERTICALE DANS LA COLONNE DE SÉDIMENT 52

1) Répartition verticale de l'ensemble du peuplement 53
— Couche sédimentaire étudiée 53
— Répartition verticale des Nématodes 53
— Répartition verticale des Copépodes 57

2) Répartition verticale des espèces de Nématodes 58
— Types de répartition verticale 58
— Caractéristiques de la répartition verticale 60
— Variations saisonnières de la répartition verticale spécifique 61

3) État de maturité du peuplement dans la colonne de sédiment 63
4) Répartition verticale et diversité 65

CHAPITRE VI — DISCUSSION 68

BIBLIOGRAPHIE 75

Source MNHN, Paris

RÉSUME

Cette étude a consisté à définir la composition et les fluctuations naturelles d'un peuplement de Nématodes d'une communauté de sable fin infralittoral en Baie de Morlaix (Manche Occidentale), non polluée à la date des prélèvements, en rapport avec les paramètres du milieu tels que la granulométrie, la température, l'hydrodynamisme, le niveau d'oxydoréduction, la teneur en matière organique, la densité bactérienne, la concentration en pigments chlorophylliens.

Après avoir testé la méthode de prélèvement (plongée autonome), le volume et le nombre de carottages nécessaires pour obtenir une évaluation satisfaisante des densités, le plan d'échantillonnage saisonnier a été conçu en vue d'un traitement par analyse de variance. Aucune fluctuation saisonnière significative n'apparaît entre les densités de Nématodes des prélèvements réalisés pendant deux ans alors qu'un accroissement significatif des densités de Copépodes Harpacticoïdes se manifeste pendant la période estivale.

Parmi les 99 genres et 179 espèces de Nématodes identifiés, quatre genres nouveaux et quarante espèces nouvelles ont dû être créés pour établir la liste faunistique. Bien que la corrélation entre le type de substrat et la composition faunistique soit bien établie chez les Nématodes, le peuplement de la Pierre Noire est constitué d'un mélange d'espèces considérées comme caractéristiques des sables fins à grossiers du German Bight, seule région présentant à ce jour des listes faunistiques comparables. Il est cependant encore difficile de dégager la notion de communauté parallèle en substrat sableux comme cela avait été possible pour les vases à sédimentation plus uniforme.

Le peuplement des sables fins de la Pierre Noire ne constitue pas une nomocoenose, c'est-à-dire que l'ensemble de ses espèces constituantes n'est pas soumis au même ensemble de facteurs du milieu. Deux groupes d'espèces répondant à des lois de répartition loglinéaires peuvent en effet être distingués parmi les espèces représentant 75 % du peuplement.

Ce type d'association se caractérise par la stabilité saisonnière de sa composition faunistique mise en évidence, aussi bien par la constance du schéma trophique, que par celle des valeurs élevées de l'indice de diversité. La concordance des rangs de l'ensemble des espèces les unes par rapport aux autres au cours de l'année et l'absence de variations saisonnières des abondances individuelles de la plupart des espèces contribuent à assurer la persistance et la permanence de ce type de milieu « équilibré ». En dépit de l'évolution saisonnière significative de l'état de maturité du peuplement, seules quelques rares espèces dominantes présentent un cycle reproducteur net qui ne correspond d'ailleurs pas à celui du peuplement global.

La seule caractéristique susceptible de varier sensiblement au cours de l'année est la répartition verticale des espèces en liaison avec l'hydrodynamisme saisonnier. A un enfoncement hivernal de l'ensemble du peuplement de Nématodes succède une remontée printanière brutale dans la couche superficielle. La position des centres de gravité spécifiques et leur dispersion verticale souligne une homogénéisation mécanique du sédiment en période hivernale. Les juvéniles sont uniformément répartis dans la colonne sédimentaire, mais en hiver et au printemps, ils sont légèrement plus abondants dans les couches moyennes à profondes. Bien que quatre grands types de répartition verticale spécifique aient pu être séparés par analyse de dendrogramme, le peuplement est constitué de trois entités superposées caractérisées par des richesses en espèces ou des hiérarchisations différentes selon le niveau. Les espèces vivant dans la couche intermédiaire de la colonne sédimentaire de ce milieu à caractère « équilibré » présentent en fait des tendances « opportunistes » du fait des fluctuations saisonnières du profil d'oxydoréduction.

Source MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

La plupart des études de peuplements benthiques des milieux équilibrés [1] tels que les sédiments sublittoraux se heurtent à la difficulté de mettre en évidence les relations existant entre les divers paramètres mesurés et le développement des organismes. L'incertitude des prélèvements réalisés à la mer, liée au mode d'échantillonnage, le choix des paramètres mesurés et leur signification, ainsi que la variabilité des caractéristiques de l'environnement, concourent à masquer les mécanismes susceptibles d'intervenir. Classiquement, les études de peuplement cherchent à relier la densité des organismes, leur composition et leur dominance relative à des mesures ponctuelles des paramètres du sédiment tels que granulométrie, hydrodynamisme, oxygénation, température, teneur en matière organique ou en chlorophylle.

Si les études de la structure de peuplements sublittoraux de macrofaune ont fait l'objet de nombreuses investigations, celles concernant les peuplements de méiofaune (Invertébrés benthiques de taille comprise entre 0.2 et 2 millimètres) sont encore très fragmentaires. McIntyre (1971) soulignait cette lacune puisqu'il ne recensait, à cette époque, que vingt articles consacrés à ce type de peuplement. Bien que la méiofaune sublittorale soit constituée essentiellement de Nématodes, qui représentent de 75 à 90 % des individus comptés (McIntyre, 1969) et constituent un maillon important de la production benthique (Gerlach, 1971*b*), les travaux comportant à la fois une analyse quantitative et qualitative de ce groupe sont encore plus rares. Ils se limitent aux contributions de Wieser (1960), Tietjen (1969 et 1977), Warwick et Buchanan (1970 et 1971), Boucher (1972 et 1974), Ward (1973), Lorenzen (1974) et Juario (1975).

Le long des côtes de Bretagne, les peuplements de Nématodes sont pratiquement inconnus bien que divers groupes de la Méiofaune aient été activement étudiés au laboratoire de Roscoff depuis plus d'un siècle. Seules quelques contributions d'ordre systématique ont été consacrées à la zone intertidale (Villot, 1875 ; Ditlevsen, 1923 ; Kreis, 1929 ; Luc et De Coninck, 1959 ; Vitiello, 1967 *a* et *b*).

Les raisons de cette désaffection pour ce groupe zoologique, pourtant dominant dans presque tous les types de milieux, sont liées aux problèmes de tri quantitatif particulièrement fastidieux, mais surtout aux difficultés systématiques rencontrées dans l'identification des espèces de Nématodes. Il est en effet courant de compter plusieurs milliers d'individus par prélèvement de 10 cm^2 appartenant le plus souvent à plus de cent à cent cinquante espèces.

Lorsque cette étude des peuplements de Nématodes des sables sublittoraux de la Manche a été entreprise, il est rapidement apparu que la multiplicité des types de substrats recensés dans la région de Roscoff ne permettrait que l'établissement de listes faunistiques, au prix d'un travail systématique fastidieux et sans qu'il soit possible de comprendre la dynamique des peuplements. J'ai donc préféré

1. Mac Arthur et Wilson (1967), Pianka (1970) définissent des peuplements composés d'espèces de type K dites « équilibrées », dont le développement plus lent est soumis aux effets de densité, la reproduction faible et continue permet la formation d'associations stables et prévisibles dans le temps. A ce type de peuplement, ils opposent ceux composés d'espèces de types r dites « opportunistes » souvent de taille inférieure, non affectées par les effets de densité, présentant un cycle de vie court et une reproduction importante limitée à certaines périodes de l'année. Ces espèces sont susceptibles de subir des mortalités brutales suivies de phases de recolonisation rapide qui constituent des peuplements instables et non prévisibles dans le temps.

Source : MNHN, Paris

me limiter à l'étude d'une seule station, non polluée à la date des prélèvements, très caractéristiques des sables fins sublittoraux en Baie de Morlaix, en cherchant principalement à mettre en évidence les fluctuations naturelles susceptibles de modifier la composition spécifique ou la stratégie adoptée par les espèces pour maintenir cet équilibre.

Source MNHN, Paris

CHAPITRE I

CARACTÉRISTIQUES DU MILIEU

1. *Hydrodynamisme et granulométrie*

Le point de prélèvement de la Pierre Noire est situé en Baie de Morlaix (Manche Occidentale) par — 19 mètres de profondeur (tombant Est de Térénez par la Balise de la Pierre Noire, et rocher du Beclem par le château d'eau de Carantec).

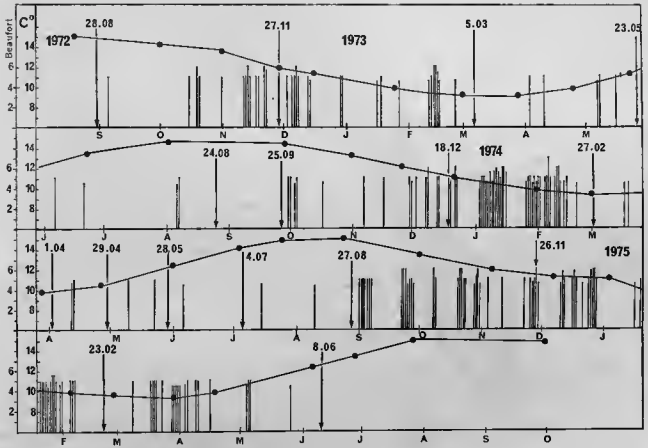

FIG. 1. — Fréquence d'agitation de la mer, observée entre 1972 et 1975 au sémaphore de l'Ile de Batz. Seules ont été reportées les observations de la mer supérieures à force 5 de l'échelle Beaufort notées trois fois de suite à 06 h 00, 12 h 00 et 18 h 00 et susceptibles de perturber la texture sédimentaire au niveau du fond. Les flèches figurent les périodes des prélèvements d'échantillons. L'évolution de la température au niveau du fond est indiquée par les points noirs.

Source : MNHN, Paris

Auffret & Douville (1974) ont montré que la variabilité locale de la granulométrie des sables de la Pierre Noire, à l'échelle d'une dizaine de mètres, est très faible et qu'elle suggère *a priori* un triage hydrodynamique. Les périodes de forte agitation hydrodynamique sont caractérisées par des transports sédimentaires accrus qui résultent d'une remise en suspension au niveau du fond des particules, associée à leur charriage par les violents courants alternatifs de marée.

Les périodes d'agitation maximales (Figure 1) se situent en novembre-décembre, puis en février, puis de nouveau en octobre et décembre en 1973. L'hiver 1974 fut particulièrement tourmenté avec une succession ininterrompue de coups de vent d'ouest en décembre, janvier et février qui réapparaissent dès septembre jusqu'au début du printemps 1975. La période printanière et estivale n'est perturbée que par de rares coups de vent de Nord-Nordet qui ne soulèvent pas de houle puissante. D'autre part, il peut exister des périodes d'accalmie assez prolongées au plein cœur de l'hiver (fin décembre) 1972 et janvier 1973 ainsi que janvier 1975. L'agitation de surface n'a d'effet au niveau du fond que lorsqu'elle est suffisamment forte et d'autant plus que son amplitude est grande (secteurs Ouest-Nord-Ouest). Son action est d'autant plus nette qu'elle se produit en vives eaux.

L'enveloppe de l'ensemble des courbes cumulatives (Figure 2) montre l'existence de trois frac-

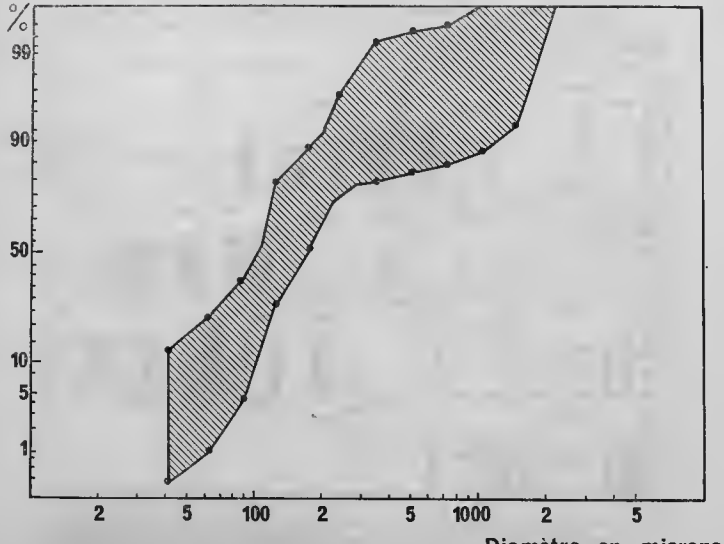

Fig. 2. — Surface enveloppe des courbes granulométriques des sables de la Pierre Noire. Les courbes granulométriques du sédiment au cours de l'année s'inscrivent dans l'aire hachurée (16 prélèvements effectués entre novembre 1972 et juin 1975).

Source : MNHN, Paris

tions granulométriques correspondant à trois modes de transports différents : charriage, saltation ou suspension. La fraction grossière du sédiment (supérieure à 250 μ) ne serait transportée en masse par charriage que lors des maxima de courant (vitesse supérieure de 30 cm/s). La fraction moyenne (inférieure à 250 μ) serait mise en mouvement lors des coups de vent de Nord-Est puis transportée par les courants de marée par saltation (Bryozoaires, quartz et débris organiques divers). Enfin, la fraction silteuse (inférieure à 90 μ) serait sous l'influence des eaux turbides de la zone estuarienne de la Baie de Morlaix.

Le sédiment est relativement bien classé puisque les valeurs du coefficient de classement fluctuent entre 0.65 et 0.87, avec une moyenne de 0.75 $\pm$ 0.015, et que l'on admet qu'une valeur comprise entre 0.50 et 1.40 correspond à un sédiment très bien classé. C'est un sable fin de médiane comprise entre 106 et 174 μ avec une moyenne de 136 $\pm$ 4.5 μ. Sa teneur en $CaCO_3$ varie entre 68.5 % et 87.5 % avec une valeur moyenne de 77.5 % $\pm$ 1.6 %.

Le graphique 3 montre l'évolution, entre 1972 et 1975, de l'indice de triage, de la médiane et de la proportion de la fraction fine inférieure à 90 μ. Les trois paramètres sont assez constants, sauf pendant le printemps 1974 (mars, avril, mai, juin). La médiane après une augmentation, due à un fort hydrodynamisme, chute fortement en avril et mai 1974 du fait de l'augmentation de la fraction fine à la suite des apports terrigènes importants liés aux pluies diluviennes dans la région de Morlaix. D'une manière générale, il semble que la proportion de la fraction fine soit plus importante durant la fin de la période hivernale (mars 1973-avril 1974). Boucher (1975), dans un biotope comparable de la baie de Concarneau, signale que les variations du taux de pélites dans des sables fins envasés sont liées à l'hydrodynamisme et que les maxima sont atteints en mars et avril. Les variations de leur teneur sont beaucoup plus sensibles dans le premier centimètre que dans l'ensemble de la colonne de sédiment.

Cependant, l'action de la houle a aussi un effet sur la teneur en eau interstitielle du sédiment qui est certainement beaucoup plus important pour la Méiofaune. Par le remaniement des grains de sable, elle augmente, en effet, l'espace vital entre ceux-ci, la circulation des éléments nutritifs et la diffusion de l'oxygène dans les couches profondes. La teneur en eau interstitielle décroît de la surface du sédiment (40 % ou plus) vers la profondeur (30 %).

L'observation de la limpidité de l'eau et de l'état du fond réalisée lors des plongées de prélèvement montre que l'aspect du fond varie considérablement selon les saisons. En automne, il présente des ripple-marks nets, hauts de quelques centimètres, espacés de 20 à 40 cm, avec peu de particules fines dans les creux. Le sédiment possède une consistance normale, c'est-à-dire qu'il est fluide sur 2 à 3 centimètres (40 % d'eau environ) et devient très compact en profondeur (30 % d'eau). En hiver, la turbidité est plus forte (certains jours la visibilité est nulle). Les ripple-marks sont plus marqués, mais aussi plus fluides. Le sédiment est facile à pénétrer sur 5 à 7 centimètres, donc riche en eau (50 à 60 % d'eau). Au printemps, les ripple-marks sont faibles ou plus souvent absents. La surface du sédiment est brunâtre par le recouvrement de films de diatomées. La macrofaune est bien visible en surface et le sédiment assez compact. En été, les ripple-marks de petite taille (2 à 3 centimètres espacés de 20 centimètres) présentent très peu de particules fines dans les creux. La consistance du sable est normale.

2. *Cycle thermique au niveau du fond*

Les eaux de la Manche Occidentale dans la région de Morlaix sont caractérisées par leur faible gradient thermique annuel (9 à 15° C). Les courants de marée jouent un rôle d'homogénéisation important par le brassage constant qu'ils entraînent. Il n'existe pas de thermocline et la température au niveau du fond est la résultante des conditions d'ensoleillement en surface. Avec ce régime particulier, les eaux au niveau du fond s'échauffent plus vite, à la fin du printemps, que ne le font les eaux soumises à une stratification thermique marquée puisque la chaleur captée en surface diffuse immédiatement par brassage dans toute la colonne d'eau.

La figure 1 résume les relevés thermiques au niveau du fond pendant une période de trois ans. La courbe de variation thermique évolue très régulièrement avec une amplitude de 6° C seulement. Elle présente des maxima en août et des minima en mars. La période qui correspond au milieu de

Source : MNHN, Paris

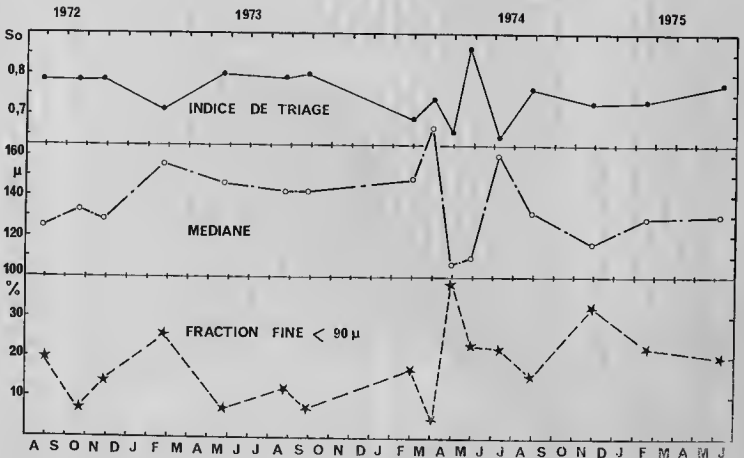

FIG. 3. — Évolution des caractéristiques granulométriques (indice de triage, médiane et fraction fine inférieure à 90 μ) entre 1972 et 1975.

Source : MNHN, Paris

l'accroissement de température se situe fin mai et celle qui correspond au milieu de la décroissance fin novembre. J'ai choisi de prélever les échantillons pendant ces quatre mois pour caractériser les saisons. La stabilité thermique des eaux, en zone sublittorale dans la région de Roscoff, est une caractéristique importante ($\Delta t < 6°$ C) puisque en Manche Orientale et Mer du Nord la variation thermique atteint 11° C.

3. *Niveau d'oxydoréduction du sédiment*

Parmi les paramètres pouvant varier fortement, le niveau d'oxydoréduction du sédiment est un bon indicateur de l'oxygénation du milieu. Plusieurs auteurs ont en effet montré que la plus grande partie de la colonne de sédiment constitue un milieu anoxique (Kanwisher, 1962 ; Fenchel & Jansson, 1966 ; Fenchel, 1969, 1971). Fenchel & Riedl (1970), ainsi que Ott (1972 *a* et *b*), soulignent l'originalité du « Sulfuretum » en tant que communauté indépendante. Dans le présent travail, j'ai mesuré au laboratoire, environ une heure après le prélèvement, le potentiel d'oxydoréduction sur des carottes de sable percées de trous latéraux en introduisant une électrode à fil de platine [1] de 4 mm de diamètre, après suppression du ruban adhésif de protection. Une électrode au calomel [2] d'un diamètre de 4 mm

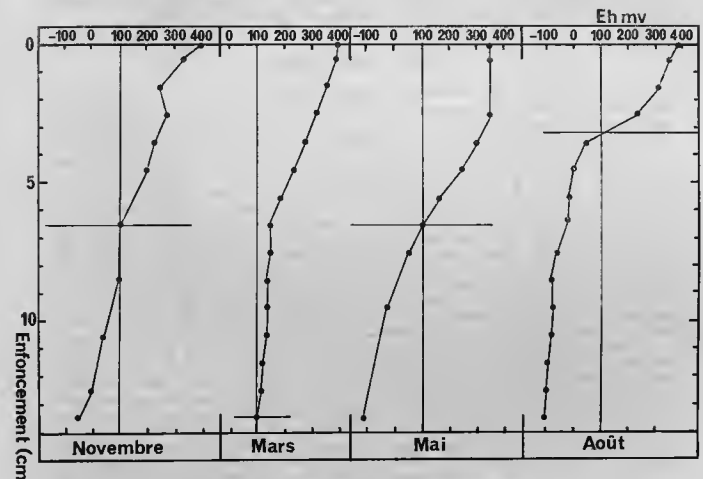

Fig. 4. — Profil saisonnier d'oxydoréduction dans la colonne de sédiment. Le niveau correspondant à l'absence d'oxygène moléculaire (+ 100 mV) varie selon les saisons entre — 3 cm en été et — 14 cm en hiver.

1. Taccussel Pt_2 (Sp).
2. pH TPBC 11/HS-Sm.

Source : MNHN, Paris

et d'une longueur de 70 mm, enfoncée au sommet de la carotte servait de référence. La mesure réalisée pour chaque niveau de la colonne de sédiment a été répétée trois fois à chacune des saisons.

Bien que les valeurs mesurées, le même jour, à chacun des niveaux puissent être assez variables, les profils moyens sont caractéristiques pour chacune des saisons étudiées (Figure 4). En novembre, la valeur moyenne du potentiel d'oxydoréduction décroît presque linéairement, de la surface à 14 centimètres, de + 400 mV à — 50 mV. La zone correspondant à l'absence d'oxygène moléculaire (+ 100 mV) apparaît vers le septième centimètre. En février, une inflexion apparaît dans le profil, au septième centimètre, mais les valeurs moyennes mesurées restent supérieures à + 100 mV sur l'ensemble de la colonne de sédiment. En mai, la valeur du potentiel est comparable à celle observée en surface, jusqu'au troisième centimètre puis elle décroît jusqu'à — 110 mV. Le niveau correspondant à l'absence d'oxygène moléculaire se situe aussi vers le septième centimètre. En été, une inflexion nette apparaît dans le quatrième centimètre, niveau au-dessous duquel les valeurs mesurées sont toujours inférieures à + 100 mV. La zone de discontinuité du potentiel d'oxydoréduction est donc plus ou moins nette selon les saisons. Située vers le septième centimètre en automne et au printemps, elle est très basse en hiver et située près de l'interface eau-sédiment en été.

Malgré la stabilité relative des conditions ambiantes, en milieu sublittoral, l'évolution saisonnière du potentiel d'oxydoréduction peut être mise en relation avec l'hydrodynamisme, permettant une meilleure circulation de l'eau interstitielle qui assure la diffusion de l'oxygène.

4. *Teneur en matière organique*

La quantité et la qualité de la matière organique dosée dans les sédiments peuvent être considérées comme la résultante des échanges s'établissant entre la colonne d'eau et le substrat (sédimentation-diffusion), et des processus de dégradation assurés par les microorganismes au sein du sédiment. Elle a été caractérisée par la teneur en azote organique total dont le dosage est en effet beaucoup plus fiable que celui du carbone. Le dosage de l'azote inorganique permet, d'autre part, d'évaluer les processus de minéralisation assurés par les microorganismes. Sur des prélèvements saisonniers, les teneurs en Azote organique, en Azote nitrique ($NO^3 + NO^2$) et en Azote ammoniacal (NH^4) ont été dosées à trois niveaux de la colonne de sédiment (0-4 ; 4-8 et 8-12 centimètres). La figure 5 résume les variations saisonnières verticales de l'Azote organique et inorganique. La teneur moyenne en Azote organique sur 12 centimètres est plus forte en automne (33.8 mg N/100 g de sable poids sec) et au printemps (36.5 mg N/100 g poids sec) qu'en hiver (22.8 mg N/100 g poids sec) et en été (15.3 mg N/100 g poids sec). Une zonation verticale existe en hiver et surtout au printemps. Les teneurs moyennes en Azote nitrique (NO^3 et NO^2) restent du même ordre de grandeur durant l'hiver, le printemps et l'été (0.69 à 1.14 mg N/100 g de sable poids sec) mais deviennent plus fortes en automne (2.09 mg N/100 g de sable poids sec). La zonation verticale est faible. La présence d'Azote sous forme ammoniacale n'est détectable qu'en automne et en hiver mais son gradient de concentration est de même assez peu prononcé.

Les concentrations d'Azote organique et inorganique dosées dans le sable de Pierre Noire sont du même ordre de grandeur que celles indiquées dans la littérature. Pugh et coll. (1974) signalent dans deux plages d'Angleterre, des valeurs d'Azote inorganique ($NO^3 + NO^2 + NH^4$) de l'ordre de 0.42 à 0.98 mg N/100 ml d'eau interstitielle, les proportions de ces trois formes pouvant varier considérablement selon les conditions du milieu. Riaux (1977) au débouché de la rivière de Penzé, à la station F comparable à la station de Pierre Noire (sable fin propre), montre des fluctuations annuelles importantes des teneurs en Azote organique (2 mg à plus de 100 mg N/100 g de sable poids sec). Une chute des concentrations apparaît en août et à un moindre degré pendant la période hivernale ainsi qu'un maximum en automne et au printemps. Les fluctuations des nitrites (0.3 à 10 mg N/g de sable poids sec) et celles de l'Azote ammoniacal (0.1 à 0.8 mg N/g de sable poids sec) semblent varier assez parallèlement.

Ainsi que l'a montré l'évolution saisonnière de la proportion de la fraction fine du sédiment, les apports terrigènes liés à l'estuaire de la rivière de Morlaix, se produisent principalement à la fin de l'hiver ou au début du printemps et quelquefois en automne. C'est bien au printemps et en automne

Source : MNHN, Paris

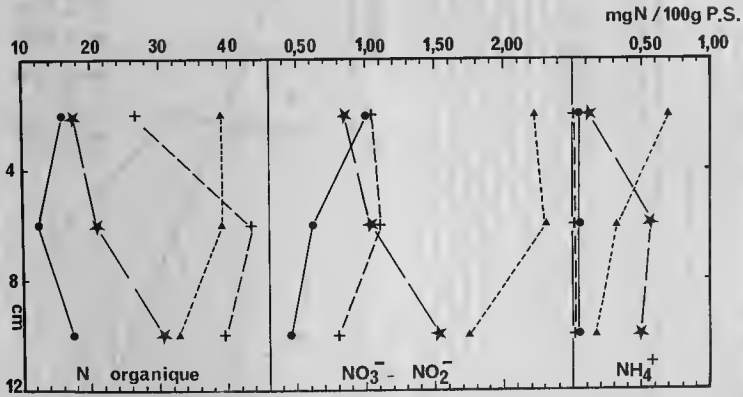

FIG. 5. — Répartition saisonnière de l'azote organique et inorganique dans la colonne de sédiment (+ — — + 11 mai 1976 ; •——• 30 août 1976 ; ▲ - - - - ▲ 25 novembre 1976 ; — ★ — 22 février 1977).

La teneur en azote organique liée au sédiment est maximale en automne et au printemps, et minimale en hiver et en été. Celle d'azote nitrique est maximale en automne. Les gradients de répartition verticale sont peu prononcés.

Source : MNHN, Paris

que les teneurs moyennes en Azote organique sont les plus fortes. Dans les quelques études réalisées en milieu sublittoral, il apparaît cependant que les teneurs en matière organique varient peu au cours de l'année (Hickel, 1969).

5. *Densités bactériennes*

Les bactéries, bien que constituant une faible proportion de la biomasse de la matière vivante dans les sédiments marins (Gerlach, 1978), jouent un rôle prépondérant dans l'économie des peuplements par leur prodigieuse capacité de développement et les transformations des conditions d'environnement qu'elles imposent.

Dans la présente étude, les comptages ont été réalisés à trois niveaux de la colonne de sédiment (0-4 ; 4-8 ; 8-12 cm) aux quatre saisons caractéristiques. Le milieu de culture sur plaques utilisé est le suivant : eau de mer artificielle (formule Liehamnn & Flemming) : 1 000 ml ; extrait de levure (DIFCO) : 0.2 g — hydrolysat de caséine (casamino acid DIFCO) : 1 g. La figure 6 résume les variations verticales saisonnières des densités bactériennes. Au printemps, une densité minimale est mise en évidence à tous les niveaux (moyenne = $8.72\ 10^3$ germes/gramme de sable poids sec). En automne et en hiver, la valeur moyenne aux trois niveaux est comparable ($0.93\ 10^5$ germes/gramme de sable poids sec). En été, elle est la plus forte ($2.26\ 10^5$ germes/gramme de sable poids sec) du fait de la forte densité de surface ($6.34\ 10^5$ germes/gramme de sable poids sec). La zonation verticale des densités bactériennes présente un gradient très accusé durant la période estivale et moyen à faible durant le printemps, l'automne et surtout l'hiver. Les densités de surface sont maximales en été alors que celles de la couche moyenne et profonde le sont en hiver.

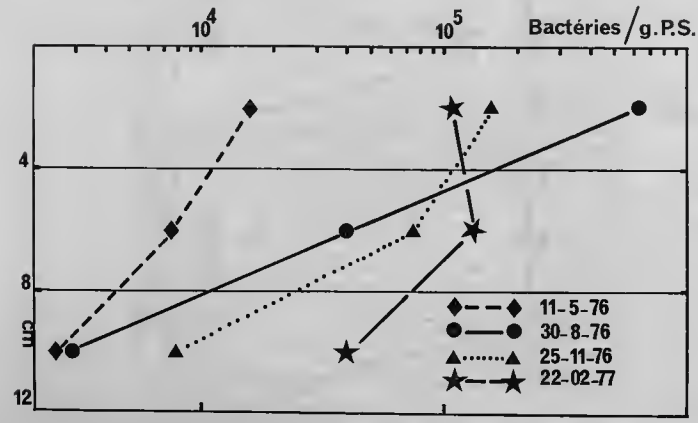

Fig. 6. — Répartition verticale saisonnière des bactéries dans la colonne de sédiment. Le gradient de répartition verticale des bactéries est plus prononcé en été qu'aux autres saisons.

Source MNHN, Paris

Dans des sables sublittoraux de la Mer du Nord, Boeye & coll. (1975) signalent, avec la même méthode d'isolement, des valeurs variant selon les saisons de 10^3 à 10^5 germes/cm³ de sédiment. Ils mettent aussi en évidence une densité plus forte des germes dans les prélèvements de janvier et octobre que dans ceux du printemps et de l'été, bien que seule la couche superficielle ait été prélevée. Inversement, Bianchi (1973), en Méditerranée, observe des populations bactériennes plus abondantes en période chaude qu'en saison froide, mais souligne aussi que les exceptions sont fort nombreuses. Dans les sables bien classés de la Baie de Bandol, il trouve $6.8\ 10^8$ germes/gramme de sable poids sec en surface. En mer d'Irlande, Litchfield & Floodgate (1975) signalent des valeurs allant de $5.8\ 10^4$ à $6.3\ 10^5$ dans la couche de subsurface sans indications saisonnières. Hickel (1969), dans des sables sublittoraux de granulométrie voisine, signale des densités maximales en septembre (2.5 à $12.3\ 10^6$ bactéries/ml) et minimales en mars (0.08 à $0.98\ 10^6$ bactéries/ml) dans les deux premiers millimètres du sédiment bien que les teneurs en matière organique restent constantes.

Les résultats obtenus à la Pierre Noire diffèrent donc sensiblement dans la mesure où le développement bactérien très faible en surface au printemps devient important en été. L'analyse de la répartition verticale des germes permet de comprendre que les fortes différences saisonnières de densité sont atténuées sur l'ensemble de la colonne de sédiment par une meilleure pénétration des germes en profondeur durant l'automne et surtout l'hiver.

6. *Biomasse pigmentaire*

Dans cette étude, les seuls pigments dosés ont été la chlorophylle *a* utilisée comme indice de biomasse phytobenthique et la phéophytine *a* considérée comme indice de dégradation de cette chlorophylle. La somme et le rapport des deux teneurs fournissent d'une part une estimation de la nourriture disponible pour les microorganismes et d'autre part décrivent l'état de développement de la population microphytobenthique. Le dosage a été réalisé par analyse fluorimétrique selon la méthode de Yentsch & Menzel (1963) en utilisant les équations de Lorenzen (1966) sur le sédiment humide. Il convient d'apporter une correction pour le poids sec. La valeur moyenne adoptée sera de 34.5 % d'eau, c'est-à-dire que un litre de sable frais pèse 1.65 kg frais et 1.08 kg sec.

La chlorophylle *a* et la phéophytine (Figure 7) sont présentes jusqu'à une profondeur de 14 centimètres avec en général un gradient de répartition assez peu prononcé, surtout pour la chlorophylle *a*. Sa teneur est même légèrement plus abondante, vers 4 à 5 centimètres, dans le prélèvement d'automne et vers 7 centimètres dans celui de l'hiver. Au printemps et en été, sa teneur est plus forte en surface (0.99 à 1.16 µg/g, de sable poids frais). La teneur en phéophytine varie plus largement. Elle est aussi plus forte en profondeur dans les prélèvements d'automne et d'hiver (en novembre, 1.86 µg/g poids frais dans le quatrième centimètre et, en février, 1.72 µg/g poids frais dans le septième centimètre). Au printemps et en été, ses concentrations sont plus fortes en surface (3.37 µg/g poids frais en août).

Les teneurs dosées dans l'ensemble de la colonne de sédiment sont très faibles aussi bien pour la chlorophylle *a* (0.27 à 0.33 µg/g poids frais) que pour la phéophytine (0.58 à 0.97 µg/g de sédiment poids frais). Le rapport de la chlorophylle à la phéophytine est pratiquement toujours inférieur à l'unité (0.28 à 0.52). La population phytobenthique semble donc en général assez peu active. Une valeur de 1.35 a cependant pu être calculée en février 1977.

La plupart des études de biomasse pigmentaire dans les sédiments ont été réalisées sur les premiers centimètres, si ce n'est sur le premier. Elles mettent en évidence, même en milieu sublittoral, des cycles relativement marqués dont les pics apparaissent à des saisons variables selon les conditions. Dans la présente étude, à partir d'un nombre limité de données sur l'ensemble de la colonne de sédiment (14 cm), il n'est guère possible de montrer de variations sensibles des teneurs bien que dans le premier centimètre la biomasse pigmentaire (chlorophylle *a* + phéopbytine) soit plus forte pendant le printemps et l'été. Il se produit en effet un enfouissement de la biomasse pigmentaire pendant la période bivernale.

Meadows & Anderson (1968) ont montré que la distribution verticale n'est pas seulement liée à la lumière ; Steele & Baird (1968) indiquent que l'hydrodynamisme dans les zones exposées

Source : MNHN, Paris

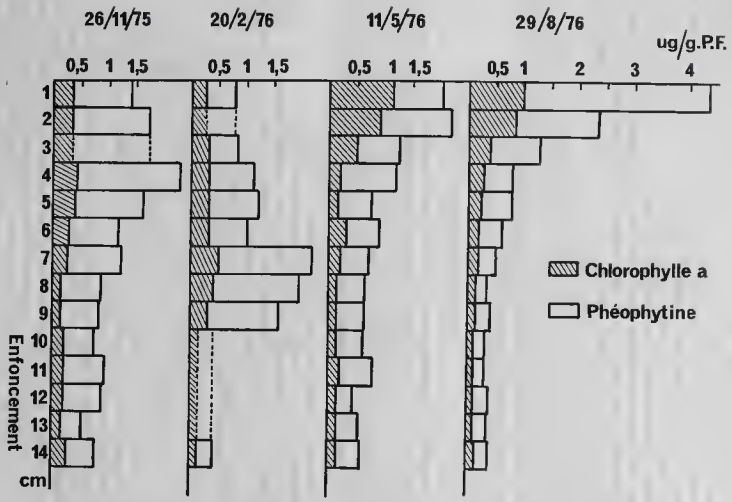

FIG. 7. — Répartition saisonnière des pigments chlorophylliens dans la colonne de sédiment. La chlorophylle a active est présente dans toute la colonne de sédiment et les gradients de répartition verticale sont faibles.

Source : MNHN, Paris

entraîne un enfouissement des diatomées et que ces algues sont capables de survivre longtemps à l'obscurité sans croissance. Pamatmat (1968) pense que la mise en mouvement du sédiment ne peut être la seule explication. Les organismes photosynthétiques sont capables de migrations verticales importantes ; Faure-Fremiet (1951), Taylor (1964), Palmer & Round (1965-1967), Rounn & Eaton (1966), Fenchel & Straarup (1971) montrent des migrations latérales et soulignent que la concentration des organismes photosynthétiques dans les quelques millimètres de surface de la colonne de sédiment est contrecarrée par le broutage des animaux phytophages, par la photoinhibition de certaines espèces et par la recherche d'éléments chimiques favorables. Certaines espèces dotées de pigments sont toujours récoltées dans les couches profondes du sédiment.

Sur une station voisine au débouché de la Penzé (station F de sable propre), Riaux (1977) signale des teneurs en chlorophylle *a* de l'ordre de 1 µg/g de sable poids humide et de phéophytine de l'ordre de 1.5 µg/g poids humide. Si la teneur en chlorophylle est assez constante, celle de la phéophytine présente un maximum en septembre-octobre. Le rapport $\frac{\text{Chl. } a}{\text{Phéo.}}$ est généralement fort en hiver et faible en été. Boucher (1975), dans la Baie de Concarneau, signale un cycle net de la biomasse pigmentaire, par 15 mètres de profondeur dans un sable fin (Station C). Les teneurs mesurées sont cependant nettement plus élevées (5.4 µg/g poids sec de chlorophylle *a* et 6.6 µg/g poids sec de phéophytine *a*). Les valeurs maximales du rapport $\frac{\text{Chl. } a}{\text{Phéo.}}$ sont atteintes en mars et avril. Leur moyenne annuelle est faible (0.49) par rapport à celles signalées en Méditerranée dans des sables fins : 1.77 à 2.68 selon Colocoloff (1972). Stephens et coll. (1967) montrent que l'apport de phéophytine, par sédimentation de débris de population phytoplanctonique ou autre (particules de macrophytes), est maximum entre avril et juillet bien que la poussée phytoplanctonique ait lieu généralement en mars.

7. *Composition de la macrofaune*

La composition faunistique de la Macrofaune des sables fins de la Pierre Noire a été étudiée en détail par Cabioch (1968). Caractérisé par *Abra alba* et *Corbula gibba*, le peuplement est constitué de deux contingents d'espèces caractéristiques de deux biocénoses différentes. La premier contient des espèces habitant les sables correspondant à la communauté à *Venus gallina, Tellina tenuis-Tellina fabula* selon Thorson (1957), ce qui équivaut à la « boreal offshore sand association » de Jones (1950) ou la biocoenose des sables fins bien calibrés de Peres & Picard (1964). Le second est constitué d'espèces à affinités pour la vase, soit la communauté à *Abra alba, Amphiura filiformis-Amphiura chiajei* ou la « boreal offshore muddy sand association » ou la vase terrigène côtière Méditerranée. A ce mélange d'espèces à affinités pour le sable ou la vase, il faut ajouter quelques espèces participant aux peuplements d'estuaires. Ce peuplement constitue un état de transition entre les sables fins propres et les sables fins envasés. Une des caractéristiques importantes des sables fins infralittoraux de la Pierre Noire est la forte diversité de la macrofaune mais aussi son instabilité. Les dominances des espèces de la Macrofaune peuvent varier fortement et même certaines espèces peuvent disparaître temporairement ; Cabioch (1968), Gentil (1976). Ces variations peuvent s'expliquer par un recrutement plus ou moins bon des larves après leur émission. Les taches de sable fin étant limitées, les larves planctoniques peuvent être dispersées par les courants et ne pas s'implanter sur le substrat favorable. Gerlach (1976) montre que les densités et le nombre d'espèces (20 à 65) de la macrofaune de sables fins du German Bight présentent des fluctuations très importantes sur une période de sept ans.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

ÉVALUATION DES DENSITÉS DE NÉMATODES ET DE COPÉPODES

Les organismes de la Méiofaune, et particulièrement les Nématodes, sont extraits du sédiment par un tri manuel fastidieux dont l'efficacité peut être très variable selon, la granulométrie du sédiment, la technique d'isolement utilisée et la personne réalisant le comptage comme l'ont montré Uhlig, Thiel et Gray (1973). Il convient donc, avant de débuter toutes estimations de densité de la Méiofaune, de limiter au plus juste le temps imparti à cette part de travail, en déterminant précisément la technique de prélèvement nécessaire pour obtenir une évaluation satisfaisante des densités.

1. *Justification de la technique de prélèvement*

Les prélèvements ont été effectués avec des tubes de plexiglass transparents d'un diamètre intérieur de 2,7 cm, soit 5,72 cm^2 (Figure 1) sur une hauteur de 14 centimètres, soit un volume de sable de 80 cm^3. Les tubes ont été enfoncés manuellement, en plongée autonome, en prenant garde de ne pas perturber la surface du sédiment. La supériorité incontestable du prélèvement en plongée autonome a été démontrée par McIntyre (1971 *a*) et Elmgren (1973), Heip, Willems & Goossens (1977). La plupart des carottiers ou bennes employés par gravité à partir du pont d'un bateau provoquent en effet une onde de choc qui balaie la surface du sédiment avant l'impact. Même les carottiers mécaniques ne prélèvent pas quantitavement puisque, la pression augmentant au fur et à mesure de l'enfoncement, le volume de sable prélevé dans les couches profondes est surestimé. Les densités de Nématodes abondants dans les couches profondes sont alors nettement sous-estimées.

Le dragage utilisé sur les sables fins durs particulièrement difficiles à pénétrer semble quant à lui totalement inadéquat puisqu'il a pour effet de concentrer la méiofaune, et surtout de changer fortement la composition et la dominance des espèces du peuplement comme l'ont montré quelques essais (Chamroux, Boucher, Bodin, 1977).

Volume des prélèvements

J'ai voulu tester l'influence du diamètre du tube enfoncé sur le tassement inévitable du sédiment. A cet effet, une batterie de sept tubes, de diamètres s'échelonnant de 7 à 42 millimètres, a été utilisée et le tassement du sable a été évalué en calculant le rapport relatif de la hauteur de la colonne de sable prélevée (h) sur la hauteur réellement échantillonnée (H) soit $(\frac{h}{H} \times 100)$. La figure 8 montre que le tassement est très important pour les tubes de faible diamètre, mais qu'il décroît linéairement jusqu'à un diamètre d'environ 25 millimètres, où il se stabilise. Le diamètre choisi de 27 millimètres est donc satisfaisant pour obtenir un tassement minimum qui reste cependant de l'ordre de 10 %.

Source MNHN, Paris

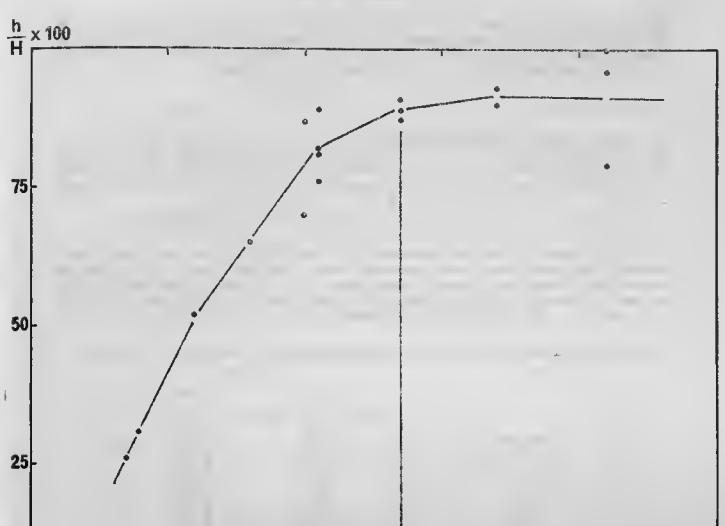

FIG. 8. — Influence du diamètre de la carotte sur le tassement du sable prélevé (h = hauteur de sable prélevé ; H = hauteur réelle de la colonne de sable échantillonnée). Le diamètre de 27 mm choisi pour les tubes de carottage, est satisfaisant pour limiter un tassement du sédiment.

La dimension des tubes a été aussi choisie comme un compromis entre le temps nécessaire au tri de la faune contenue dans un volume de sable et les impératifs de surface minimum dus à la dispersion de la faune. Je me suis basé sur les données de VITIELLO (1968) qui détermine qu'un volume de 100 cm³ (carotte de 3,6 cm de diamètre, soit 10 cm²) est largement suffisant pour échantillonner les sables fins bien calibrés de Méditerranée comparables à ceux étudiés dans le présent travail. GRAY (1971) teste l'efficacité de prélèvement de trois tailles de carottier dans un sable intertidal. Il calcule que le carottier de 55 cm² (Diamètre = 3,75 cm — Surface = 11 cm²) est le plus efficace par rapport aux deux autres, celui de 138 cm² (Diamètre = 5,95 cm — Surface = 27,5 cm²) et celui de 39 cm²

Source : MNHN, Paris

(Diamètre = 3,15 cm — Surface = 7,8 cm²). McIntyre (1971 *a*) montre que le volume à prélever est différent selon le type de sédiment prospecté, mais aussi suivant le mode de prélèvement. Le volume d'échantillonnage de 80 cm³ utilisé, étant du même ordre de grandeur que ceux préconisés par les travaux antérieurs (100 et 55 cm³), peut être considéré comme satisfaisant.

Nombre des prélèvements

Aucune méthode ne permet la détermination exacte du nombre de prélèvements nécessaires pour obtenir une bonne représentation de la population étudiée (c'est-à-dire pour être assuré que les divers échantillons proviennent de la même population). Ce nombre a été estimé en utilisant la formule de Healy (1962) et en appliquant le test t de Student sur les données brutes pour n — 1 de liberté.

$$t = \frac{\bar{x}\sqrt{n}}{s}$$ où $\bar{x}$ = moyenne ; n = nombre de prélèvements réalisés ; s = écart-type.

Il faut réaliser au moins trois prélèvements à chacune des saisons pour que les valeurs de t, calculées sur les données brutes soient supérieures à celles fournies par la table de Student-Fisher au seuil de significativité de 0.05 admis en biologie (Tableau 1). En normalisant les données par la transformation y = 100 log (× + 1), il apparaît que trois prélèvements sont toujours suffisants pour évaluer les densités de Nématodes au seuil de significativité de 99 %.

Mois	n	DL	t calculé	
			valeurs brutes	y = 100 log (× + 1)
Novembre 1972	1	0	5.65	43.18 *
	2	1	7.99 *	61.07 *
	3	2	9.78 *	74.80 **
	4	3	11.30 **	86.37 **
Mars 1973	1	0	5.74	39.84 *
	2	1	8.11 *	49.07 *
	3	2	9.94 **	69.01 **
	4	3	11.48 **	79.69 **
Mai 1973	1	0	2.97	24.53 *
	2	1	4.19	34.70 *
	3	2	5.14 *	42.49 **
	4	3	5.93 *	49.07 **
Août 1973	1	0	3.73	29.70
	2	1	5.28 *	42.00 *
	3	2	6.46 *	51.44 **
	4	3	7.46 *	59.40 **

Tableau 1. — Valeurs du test t de Student, obtenu par la méthode de Healy (1962), permettant de déterminer le nombre de prélèvements saisonniers nécessaires à un échantillonnage satisfaisant à partir des valeurs brutes et normalisées des densités de Nématodes (* significatif à $p < 0.05$; ** significatif à $p < 0.01$).

Dans le même type de sédiment, Vitiello (1968) montre de la même façon que le nombre de prélèvements nécessaires pour obtenir une bonne évaluation du peuplement de Nématodes est de deux pour un seuil de signification de 5 % et de trois pour un seuil de 1 %. Gray (1971), sur des sédiments de plage, souligne la nécessité de réaliser quatre prélèvements sur une des aires prospectées et huit

Source : MNHN, Paris

	Novembre		Mars		Mai		Août		Décembre		Février		Moyenne
	H	%	O	%	Q	%	T	%	Z	%	AA	%	
Nématodes	902	64,8	978	80,4	1 084	68,5	890	74,4	1 100	68	1 494	86,5	73,8
Gastéropodes	179	12,9	91	7,5	160	10,1	70	5,9	148	9,2	103	6	8,6
Copépodes	118	8,5	54	4,4	66	4,2	143	12	117	7,2	43	2,5	6,5
Gastrotriches	0	0	32	2,6	76	4,8	8	0,7	78	4,8	29	1,7	2,4
Ostracodes	63	4,5	0	0	34	2,2	7	0,6	34	2,1	25	1,5	1,8
Polychètes	3	0,2	8	0,7	11	0,7	10	0,8	15	0,9	4	0,2	0,6
Larves de Crustacés	1	—	1	—	90	5,7	10	0,8	39	2,4	4	0,2	1,5
Oligochètes	0	0	2	0,2	3	0,2	0	0	1	—	0	0	—
Halacariens	1	—	0	0	5	0,3	2	0,2	3	0,2	1	—	0,1
Cnidaires	1	—	0	0	0	0	6	0,5	9	0,6	3	0,2	0,2
Tardigrades	0	0	2	0,2	2	0,1	0	0	2	0,1	2	0,1	—
Turbellariés	13	0,9	3	0,2	3	0,2	0	0	6	0,4	4	0,2	0,3
Amphipodes	1	—	0	0	0	0	9	0,8	16	1	0	0	0,3
Œufs	11	0,8	14	1,2	43	2,7	0	0	30	1,9	5	0,3	1,2
Ciliés	5	0,4	0	0	1	—	0	0	6	0,4	6	0,3	0,2
Divers	95	6,8	31	2,5	4	0,3	42	3,5	14	0,9	5	0,3	2,4
Total	1 393		1 216		1 582		1 197		1 618		1 728		1 456

TABLEAU 2. — Abondance et dominance des différents groupes zoologiques constitutifs de la Méiofaune des sables fins à différents mois de l'année.

Source : MNHN, Paris

sur la seconde. Le nombre de prélèvements nécessaires est donc variable selon le type de milieu étudié. Il semble plus faible en milieu sublittoral homogène qu'en milieu intertidal.

Pour concilier la nécessité d'effectuer trois prélèvements simultanés et l'intérêt d'analyser les variations annuelles du peuplement, j'ai choisi de ne dépouiller quantitativement et qualitativement que les carottages correspondant aux quatre saisons caractéristiques de l'année 1972-1973 (novembre-mars-mai-août). L'évolution annuelle des densités a été confirmée en 1974 par une série de prélèvements uniques réalisés mensuellement à la période du printemps. Deux prélèvements mensuels sur lesquels pesait un doute ont été doublés (février et avril).

De même que le nombre de prélèvements nécessaires a été estimé à trois, au niveau $p < 0.05$, pour obtenir une bonne estimation de la population totale, il est possible de déterminer si ce nombre convient pour estimer les densités de chacune des espèces aux différentes saisons. La valeur de t a été calculée pour les 17 premières espèces, sur les données normalisées selon la transformation $y = \log (\times + 1)$, afin d'éliminer l'effet de l'absence d'une espèce dans l'un des prélèvements.

Même parmi les 17 espèces les plus abondantes, quelques-unes présentent une valeur du test t de STUDENT inférieure à celles des tables pour un degré de liberté de deux à $p < 0.05$. Il faut donc plus de trois prélèvements pour obtenir une évolution satisfaisante de leur abondance spécifique. C'est surtout au printemps que le nombre de prélèvements est insuffisant pour *Dichromadora cucullata*, *Rhynchonema ceramotos*, *Ixonema sordidum*, *Parallelocoilas dollfusi*, *Sabatieria celtica* et en été pour *Rhynchonema megamphidum*, *Anticoma ecotronis* et *Sabatieria celtica*. Une seule espèce est insuffisamment échantillonnée en hiver, soit *Theristus bastiani*.

Le nombre de prélèvements nécessaires pour évaluer correctement l'abondance de toutes les espèces d'un peuplement est en fait lié à l'espèce présentant la plus grande dispersion.

2. *Composition de la Méiofaune totale*

Les comptages des représentants de la Méiofaune contenus dans le sable fixé, à différents mois de l'année, ont été regroupés dans le tableau 2.

Les Nématodes dominent largement le peuplement puisque leurs proportions varient entre 65 % et 86 %. Les petits Gastéropodes endogés représentent le deuxième groupe (6 à 13 %) et leur importance est souvent sous-estimée dans ce type de sédiment, comme le montre RODRIGUEZ BABIO sur la même station (comm. pers.). Les Copépodes Harpacticoïdes constituent le troisième groupe, soit 2.5 à 12 % du peuplement. Un certain nombre de groupes sont faiblement représentés tels que les Gastrotriches, les Ostracodes, les Halacariens, les Polychètes, les Oligochètes, les Hydrozoaires, les Ciliés et les Turbellariés.

3. *Limite de confiance de la densité moyenne*

Les densités de Nématodes comptées restent du même ordre de grandeur pendant une période de deux ans (1090 à 3432 individus/10 cm²). Les densités de Copépodes Harpacticoïdes varient plus largement de 66 à 272 individus/10 cm² (Figure 9).

La distribution spatiale des Nématodes et des Copépodes est de type contagieux, comme l'ont montré VITIELLO (1968), GRAY (1971), GRAY & RIEGER (1971). Disposant d'un nombre d'échantillons inférieur à 30, j'ai appliqué la méthode exposée dans l'article de ELLIOTT & DECAMPS (1973) pour calculer les limites de confiance de la moyenne.

Les densités ont été transformées en logarithmes ($y = \log \times$) pour normaliser les données.

Les limites de confiance pour y sont $= y \pm t \sqrt{\frac{s^2 y}{n}}$, t étant trouvé dans la table de STUDENT pour le degré de liberté $n = 22$ (23 échantillons).

Source MNHN, Paris

Fig. 9. — Densités des Nématodes et des Copépodes Harpacticoïdes entre 1972 et 1975.

Source MNHN, Paris

Les antilogarithmes de ces limites fournissent les 95 % des limites de confiance pour la densité moyenne de la population :

$$\text{Antilog } (3.298292 \pm 2.074 \sqrt{\frac{0.014220}{23}}) = 1988 \overset{\times}{\div} 1.126$$

Les limites de confiance de la moyenne sont donc : 1765 et 2238, soit une moyenne égale à 1988 ± 237 individus. La moyenne dérivée des nombres transformés est égale à la moyenne géométrique des nombres originaux, mais elle est inférieure à la moyenne arithmétique des nombres originaux, soit 2062 ± 250.

De même, pour les Copépodes Harpacticoïdes, les densités peuvent varier entre 113 et 164 individus avec une moyenne de 136 ± 25. La moyenne arithmétique est de 149 ± 29 individus.

4. *Variations saisonnières des densités observées*

Le premier problème à envisager consiste à déterminer si trois prélèvements pris le même jour, dans les mêmes conditions, au même point, sont plus homogènes que les groupes de trois prélèvements

	27 Novembre 1972				5 Mars 1973			
	Nématodes		Copépodes		Nématodes		Copépodes	
Mesures	Densité	Rang	Densité	Rang	Densité	Rang	Densité	Rang
1	1 582	5	206	10	1 215	1	126	4,5
2	1 446	2	129	6	1 611	6	79	1
3	2 016	9	136	7	1 715	7	95	2

	23 Mai 1973				24 Août 1973			
	Nématodes		Copépodes		Nématodes		Copépodes	
	Densité	Rang	Densité	Rang	Densité	Rang	Densité	Rang
	3 432	12	167	8	1 561	3	251	12
	2 089	10	126	4,5	2 425	11	193	9
	1 902	8	116	3	1 570	4	233	11

ANOVA (log 10) F (Nématodes) = 2.14 DF 1 = 3 DF 2 = 8 F 95 % = 4,07 F 99 % = 7,59
F (Copépodes) = 7.99

KRUSKAL-WALLIS χ^2 (Nématodes) = 3.97 df = 3 χ^2 95 % = 7,81 χ^2 99 % = 11,24
χ^2 (Copépodes) = 8.42

TABLEAU 3. — Analyse de variance à un facteur (ANOVA) après normalisation des données et test de KRUSKAL-WALLIS (voir SIEGEL, 1956 p. 184) sur les douze prélèvements saisonniers de Nématodes et de Copépodes Harpacticoïdes. Les densités de Nématodes ne présentent aucune fluctuation saisonnière significative alors que celles de Copépodes en présentent une à $p < 0.05$.

Source : MNHN, Paris

		27.11.72			5.3.73			18.12.73	27.2.74		1.4.74		29.4.74	26.11.74
Hiver	N Densité	1 582	1 446	2 016	1 215	1 611	1 715	1 923	2 631	2 451	2 496	1 090	2 068	2 061
	N Rang	6	3	11	2	7	8	10	20	18	19	1	13	12
	H Densité	206	129	136	126	79	95	205	73	95	165	79	66	84
	H Rang	19	11	12	9.5	2.5	5.5	18	2	5.5	14	2.5	1	4

		23.5.73			24.8.73			25.9.73	28.5.74	4.7.74	27.8.74
Été	N Densité	3 432	2 089	1 902	1 561	2 425	1 570	2 773	2 417	2 832	2 124
	N Rang	23	14	9	4	17	5	21	16	22	15
	H Densité	167	126	116	251	193	233	262	164	272	103
	H Rang	16	9.5	8	21	17	20	22	15	23	7

ANOVA (Log 10)	F (Nématodes) = 3.77 F (Copépodes) = 9.46	DF 1 = 1	DF 2 = 21	F 95 % = 4.32	F 99 % = 8.02
KRUSKAL-WALLIS	χ^2 (Nématodes) = 2.60 χ^2 (Copépodes) = 6.31	df = 1		χ^2 95 % = 3.84	χ^2 99 % = 6.63

TABLEAU 4. — Analyse de variance à un facteur (ANOVA) (après normalisation des données) et test de KRUSKAL-WALLIS sur les densités d'hiver et d'été de Nématodes et de Copépodes. Les fluctuations des densités de Nématodes dans les deux groupes sont dans les limites de fluctuations mensuelles et par conséquent l'activité reproductrice n'est pas limitée à une saison particulière. Au contraire, pour les Copépodes, une tendance saisonnière apparaît.

Source : MNHN, Paris

effectués aux quatre saisons caractéristiques de la première année. L'analyse de la variance à un facteur (ANOVA), réalisée sur les densités transformées en log 10, ainsi que le test de KRUSKAL-WALLIS (voir SIEGEL, 1956 p. 184) montrent que les variations de densité de Nématodes, constatées entre les quatre groupes inter-saisonniers de carottages, sont aléatoires et que les fluctuations de densité observées dans une aire restreinte ne sont pas significativement différentes de celles observées au cours de l'année. Pour les Copépodes Harpacticoïdes par contre, trois prélèvements pris le même jour sont plus homogènes que les groupes de prélèvements réalisés aux différentes saisons. Pour ce groupe, il existe bien une différence réelle entre les densités des quatre saisons au niveau 99 % (Tableau nº 3).

Le deuxième problème à résoudre consiste à déterminer s'il existe un cycle de densité annuel avec un maximum de densité durant la saison estivale, lié à la température. La même analyse de variance (Tableau 4) et le test de KRUSKAL-WALLIS réalisés sur le regroupement, d'une part des prélèvements effectués entre novembre et avril, dit « d'hiver », et d'autre part entre mai à octobre, dit « d'été », montre que les variations de densité de Nématodes observées entre l'hiver et l'été ne sont pas significatives. Les variations de densité des Copépodes Harpacticoïdes sont par contre significatives à P = 95 %. Il n'est pas possible de conclure à l'existence d'un cycle saisonnier densité entre l'hiver et l'été pour les Nématodes alors que le phénomène est net chez les Copépodes Harpacticoïdes.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

COMPOSITION DU PEUPLEMENT DE NÉMATODES

1. *Composition des différents ordres, familles et genres*

Les 11342 Nématodes déterminés dans les 12 carottages saisonniers réalisés entre 1972 et 1973 se répartissent en 6 ordres, 32 familles, 99 genres et 179 espèces.

L'ordre le plus diversifié est constitué par les Desmodorida (23,3 à 28,8 % des espèces, selon les saisons). Les Chromadorida (22,0 à 24,6 %), les Monhysterida (19 à 20 %) se placent dans une position intermédiaire avant les Araeolaimida (7,6 à 14,8 %), les Enoplida (5,9 à 9,6 %) et les Desmoscolecida (11,1 à 12,7 % des espèces).

La dominance de ces différents ordres évolue comme le nombre d'espèces. Les Araeolaimida font exception, étant relativement moins abondants (2 à 6,7 % du peuplement), ce qui signifie que chaque espèce présente une faible dominance. Il est à noter que les Desmodorida qui comportent un nombre moyen d'espèces, proche de celui des Chromadorida (44 et 39), sont nettement plus dominants (33,9 % par rapport à 18,3 %). A chaque saison, un pourcentage voisin de spécimens (7,7 à 13,7 %) a été classé dans ce qui est appelé « indéterminés ». Parmi ceux-ci, il faut tenir compte d'un certain pourcentage de juvéniles de Chromadorida non identifiables (jusqu'à 27 % surtout au printemps et en été), d'un pourcentage de Desmodorida de la famille des Microlaimidae pouvant varier de 0 à 20 % et enfin d'un pourcentage assez constant de Monhysterida (environ 10 %).

Le tableau 5 résume la répartition des espèces en genres et familles. La classification de De Coninck (1965) a été adoptée pour cette présentation. L'ordre des Desmodorida avec 8 familles, 27 genres et 44 espèces est toujours le plus diversifié. Les familles des Monhysteridae (23 espèces), des Desmoscolecida (21 espèces), des Chromadoridae (19) sont les plus diversifiées, suivies par les Spirinidae (11), les Ceramonematidae (10), les Microlaimidae (10), et les Cyatholaimidae (10).

2. *Liste faunistique*

La composition spécifique du peuplement [1] est présentée dans le tableau 6 par classement alphabétique dans chacun des ordres en indiquant la dominance moyenne saisonnière et la dominance générale moyenne des espèces représentant 75 % du peuplement à une saison donnée. La présence des autres espèces dont la dominance est trop faible pour qu'une valeur numérique ait une signification, a été signalée par des croix (+ : d ≃ 0,1 % ; ++ : d ≃ 0,2 % ; +++ : d ≃ 0,5 %).

Dans le tableau 7, toutes les espèces dont la dominance cumulée à une saison donnée représente 75 % du peuplement ont été reportées. Les espèces sont classées par abondance moyenne décroissante [2] et dominance générale moyenne des 12 prélèvements saisonniers (3 en novembre 1972 ; 3 en

1. Les descriptions des espèces nouvelles signalées dans ce travail ont été publiées dans Boucher (1974, 1975, 1976, 1977) et Boucher & Hellouet (1977).

2. Un code de sept lettres est utilisé pour définir les espèces classées par dominance générale moyenne décroissante dans le tableau 7.

Source : MNHN, Paris

Ordres		Familles	Genres	Espèces
ARAEOLAIMIDA				
	1	*Araeolaimidae*	1	1
	2	*Tripyloidoidae*	2	2
	3	*Axonolaimoidae*	2	7
	4	*Camacolaimidae*	1	1
	5	*Diplopeltidae*	5	9
	6	*Plectidae*	1	1
	7	*Leptolaimidae*	2	4
			15	25
DESMOSCOLECIDA				
	1	*Desmascolecidae*	4	21
	2	*Meyliidae*	1	3
			5	24
MONHYSTERIDA				
	1	*Monhysteridae*	8	23
	2	*Linhomeidae*	3	3
	3	*Siphonolaimidae*	3	4
	4	*Scaptrellidae*	1	1
			15	31
DESMODORIDA				
	1	*Ceramanematidae*	7	10
	2	*Spirinidae*	7	11
	3	*Desmodoridae*	7	7
	4	*Epsilonimatidae*	1	1
	5	*Microlaimidae*	3	10
	6	*Monoposthiidae*	1	1
	7	*Richtersiidae*	1	3
	8	*Draconematidae*	1	1
			27	44
CHROMADORIDA				
	1	*Chromadoridae*	12	19
	2	*Comesomatidae*	5	7
	3	*Cyatholaimidae*	6	10
	4	*Choanolaimidae*	2	2
	5	*Selachinematidae*	1	1
			26	39
ENOPLIDA				
	1	*Enoplidae*	7	7
	2	*Oxystominidae*	2	5
	3	*Leptosomatidae*	1	1
	4	*Lauratonematidae*	1	1
	5	*Oncholaimidae*	1	1
	6	*Eurystominidae*	1	1
			13	16
TOTAL			101	179

TABLEAU 5. — Répartition des espèces du peuplement en genres, familles et ordres. Les Desmodorida dominent dans les sables fins infralittoraux.

Source MNHN, Paris

TABLEAU 6 — Composition spécifique du peuplement présenté par ordre alphabétique. La dominance moyenne saisonnière et la dominance générale moyenne des espèces représentant 75 % du peuplement à une saison donnée sont indiquées dans chaque colonne, les espèces à dominance faible sont signalées par des croix. (+ : d = 0.1 % ++ : d = 0.2 % +++ : d = 0.5 %).

Espèces	Type buccal	Novembre 1972	Mars 1973	Mai 1973	Août 1973	Moyenne
ARAEOLAIMIDA (25 espèces)						
Alaimella cincta Cobb, 1920	1 A	0,2	0,2	0,7	+	0,3
Bathylaimus sp.	1 B	+	0	+	+	
Axonolaimus helgolandicus Lorenzen, 1972	1 B	+	+	0	+	
Axonolaimus orcombensis Warwick, 1970	1 B	0	+	0	0	
Camacolaimus sp.	2 A	0	0	+	+	
Campylaimus mirus Gerlach, 1950	1 B	0	0	+	+	
Campylaimus striatus Boucher & Helléouet, 1977	1 B	0	+	++	+	
Cricolaimus elongatus Southern, 1914	2 A	0,1	0,3	0,5	0,2	0,3
Diplopeltis sp.	1 B	0	0	++	+	
Diplopeltula lucanica Boucher & Helléouet, 1977	1 A	0,3	0,3	0,1	0,1	0,2
Diplopeltula ostrita Boucher & Helléouet, 1977	1 A	0	++	+	+++	
Diplopeltula striata Gerlach, 1956	1 A	0	0	+	0	
Diplopeltula sp. 4	1 A	0	+	0	0	
Leptolaimus elegans Schuurmans Stekhoven, 1933	1 A	0	+	+	0	
Leptolaimus tripapillatus Boucher & Helléouet, 1977	1 A	0,9	0,7	3,0	1,1	1,4
Odontophora octoseta Boucher & Helléouet, 1977	1 B	0	+	+	+	
Odontophora ornata Lorenzen, 1971	1 B	+	0	+	+	
Odontophora phalarata Lorenzen, 1971	1 B	0	+	0	+	
Odontophora rectangulata Lorenzen, 1971	1 B	0	0	+	0	
Odontophoroides monhystera (Gerlach, 1953)	1 B	+	++	++	+++	
Paratarvaia seta Wieser & Hopper, 1967	1 A	0	0	+	+	
Stephanolaimus bicoronntus Boucher & Helléouet, 1977	1 A	0,1	0,2	0,6	0,3	0,3
Stephanolaimus sp. 2	1 A	0	0	0	+	
Tarvaia donsi Allgen, 1934	1 A	0	0	+	0	
Tripyloidea sp.	1 B	0	0	+	++	
Total partiel		1,6	1,7	4,9	1,7	2,5
Espèces rares		0,4	1,1	1,8	2,4	1,4
Total général		2,0	2,8	6,7	4,1	9,3
DESMOSCOLECIDA (24 espèces)						
Desmoscolex americanus Chitwood 1936	1 A				+	
Desmoscolex geraerti Decraemer, 1975	1 A			+		
Desmoscolex deconincki Decraemer, 1975	1 A			+		
Desmoscolex longisetosus Timm, 1970	1 A				+	
Desmoscolex roscoffiensis Decraemer, 1979	1 A	0,2	0,2	0,9	0,3	0,4
Desmoscolex sieverti, Freudenhammer, 1975	1 A			+		
Desmoscolex sp. 1	1 A			+		
Desmoscolex sp. 2	1 A			+		

Source : MNHN, Paris

Espèces	Type buccal	Novembre 1972	Mars 1973	Mai 1973	Août 1973	Moyenne
DESMOSCOLECIDA (suite)						
Haplotricoma boucheri Decraemer, 1979	1 A	0	0	+	0	
Meylia alata Gerlach, 1956	1 A	0,4	0,8	0,9	+	0,5
Meylia lissa Gerlach, 1956	1 A	+	++	++	++	
Meylia spinosa Gerlach, 1956	1 A	0	+	0	0	
Quadricoma noffsingerae Decraemer, 1977	1 A	0	0	+	++	
Quadricoma sp. 1	1 A	0	+	0	0	
Quadricoma sp. 2	1 A	0	0	+	0	
Tricoma brevirostris (Southern, 1914)	1 A	0,8	0,7	0,5	0,9	0,7
Tricoma islandica Kreis, 1963	1 A	+	++	++	++	
Tricoma polydesmus (Southern, 1914)	1 A			+		
Tricoma steineri De Man, 1922	1 A	2,0	2,5	1,3	1,7	1,9
Tricoma sp. (4 espèces)	1 A					
Total partiel		3,4	4,2	3,6	2,9	3,5
Espèces rares		0,4	0,7	0,5	0,9	0,6
Total général		3,8	4,9	4,1	3,8	4,1
MONHYSTERIDA (31 espèces)						
Aegialoalaimus elegans De Man, 1907	1 A	0	+	+	++	
Amphimonhystera anechma (Southern, 1914)	1 B	0,3	0,6	+	0,2	0,3
Amphimonhystera helgolandica Riemann, 1967	1 B	++	+	++	+	
Amphimonhystera sp. 3	1 B	0	0	+	+	
Anticyclus sp.	1 B	0	0	0	++	
Cyartonema germanicum Juario, 1972	1 A	0,4	0,3	0,2	0,1	0,3
Cyartonema zosterae (Allgen, 1929)	1 A	+	++	0	+++	
Cylindrotheristus divertens Boucher & Hélléouet, 1977	1 B	5,0	2,5	3,0	4,7	3,8
Cylindrotheristus fistulatus Wieser & Hopper, 1967	1 B	0,5	0,2	0,4	0,1	0,3
Cylindrotheristus sp.	1 B	+	+	+	+	
Linhomeidae sp. 1	1 B	+	+	+	+++	
Linhomeidae sp. 2	1 B	+	+	+	+++	
Mesotheristus hirsutus (Vitiello, 1967)	1 B	0,4	0,5	0,5	0,6	0,5
Mesotheristus sp. 2	1 B	0	0	+	0	
Monhystera pusilla Boucher & Hélléouet, 1977	1 A	0,3	0,2	0,4	0,5	0,3
Monhystera sp. 2	1 A	+	+	+	+	
Rhynchonema ambianorum Boucher, 1974	1 A	+	0	+	0	
Rhynchonema ceramotos Boucher, 1974	1 A	3,5	3,5	1,4	1,7	2,5
Rhynchonema falciferum Boucher, 1974	1 A	0,4	0,5	0,5	0,4	0,5
Rhynchonema megamphidum Boucher, 1974	1 A	4,2	2,4	1,4	0,7	2,2
Rhynohonema quemer Boucher, 1974	1 A	0	0	+	0	
Scaptrella cincta Cobb, 1917	2 B	1,0	0,6	0,9	1,0	0,9
Siphonolaimus opalescens Boucher & Hélléouet, 1977	1 A	0,5	0,5	0,1	+	0,3
Theristus bastiani Wieser, 1972	1 B	0,7	0,4	3,2	2,8	1,8
Theristus sp. 1	1 B	0,5	0,1	0,4	+	0,2
Theristus sp. 2	1 B	0	+	+	+	
Trichotheristus mirabilis Stekhoven & De Coninck, 1933	1 B	0,1	0,1	0,3	0,7	0,3

Source : MNHN, Paris

Espèces	Type buccal	Novembre 1972	Mars 1973	Mai 1973	Août 1973	Moyenne
MONHYSTERIDA (suite)						
Trichotheristus sp. 2	1 B	0	0	+	+	
Xyala granulosa Boucher & Helléouet, 1977	1 B	+	0,1	0,6	0,1	0,2
Xyala riemanni Boucher & Helléouet, 1977	1 B	1,2	2,0	1,5	0,7	1,4
Xyala sp. 3	1 B	0	0	++	+++	
Total partiel		19,0	14,5	14,8	14,3	15,8
Espèces rares		0,9	0,9	1,6	3,2	1,7
Total général		19,9	15,4	16,4	17,5	17,5
DESMODORIDA (44 espèces)						
Ceramonema sp. 1	1 A	0,4	0,6	0,3	0,3	0,4
Ceramonematidae divers	1 A	++	++	++	++	
Chromaspirina chabaudi Boucher, 1975	2 A	0,5	0,4	0,5	0,3	0,4
Chromaspirina renaudae Boucher, 1975	2 A	3,2	6,2	4,7	3,8	4,5
Chromaspirina sp. 3	2 A	0	0	0	+	
Coninckia circularis Gerlach, 1956	1 A	0	+	0	+	
Cyttaronema sp. (4568)	1 A	+	++	++	++	
Cyttaronema sp. (4284)	1 A	0,4	0,6	0,2	0,1	0,3
Dasynemella sp.	1 A	+	+	+	0	
Desmodora pontica Filipjev, 1922	2 A	0,9	0,6	0,8	2,6	1,2
Desmodoridae (9060)	2 A	+	0	+	0	
Desmodoridae sp.	2 A	0	0	0	+	
Desmodorella tenuispiculum Allgen, 1928	2 A	1,2	0,2	0,9	1,8	1,0
Desmodorella sp. 2	2 A	0	0	+	0	
Draconema sp	1 A	0	0	0	+	
Epsilonema sp.	1 A	+	0	++	++	
Eubostrichus sp. 1	1 A	0,9	2,2	1,3	0,4	1,2
Eubostrichus sp. 2	1 A	+	+	+	0	
Izonema sordidum Lorenzen, 1971	2 A	2,7	0,9	2,3	2,0	2,0
Leptonemella granulosa Boucher, 1975	1 A	0,7	0,9	1,6	0,5	0,9
Leptonemella sp. 2	1 A	0	0	0	+	
Metadasynemoides longicollis (Gerlach, 1952)	1 A	0	+	+-	0	
Microlaimus allgeni Gerlach, 1950	2 A	0	+	+	++	
Microlaimus conspicuus Lorenzen, 1973	2 A	5,8	7,7	6	4,0	5,9
Microlaimus torosus Lorenzen, 1972	2 A	+	+	0	++	
Microlaimus turgofrons Lorenzen, 1972	2 A	+	+	0	0	
Microlaimus sp. 5	2 A	3,2	4,0	0,9	1,0	2,3
Microlaimus sp. 6	2 A	1,1	0,8	0,6	0,4	0,7
Microlaimus sp. 7	2 A	+	+	++	0	
Microlaimus sp. 8	2 A	+	0	+	+	
Monosposthia mirabilis Schulz, 1932	2 A	0,6	0,6	2,2	2,0	1,4
Parallelocillas dollfusi Boucher, 1975	1 B	0,3	0,3	3,6	1,7	1,5
Paramicrolaimus sp.	2 A	1,2	1,3	0,6	0,3	0,8
Pselionema sp. 1 (4076)	1 A	0,4	0,8	0,2	0,2	0,4

Source MNHN, Paris

Espèces	Type buccal	Novembre 1972	Mars 1973	Mai 1973	Août 1973	Moyenne
DESMODORIDA (suite)						
Pselionema sp. 2 (5064)	1 A	++	+	+	++	
Pselionema sp. 3 (5105)	1 A	+	0	+	++	
Pseudodesmodera amphidiscata Boucher, 1975	2 A	+	0	0,4	0,4	0,2
Pterygonema cambriensis Ward, 1973	1 A	1,4	1,5	0,9	1,2	1,2
Richtersia erinacei Gerlach, 1964	1 B	0	+	+	0	
Richtersia inaequalis Riemann, 1967	1 B	+	++	+	0	
Richtersia kreisi Boucher, 1975	1 B	3,9	7,3	14,2	3,5	7,2
Robbea gerlachi Boucher, 1975	1 A	0,1	+	0,9	0	0,2
Sigmophora sp.	2 A	0	0	0	+	
Zalonema sp.	2 A	+	0	0	+	
Total partiel		28,9	36,9	43,1	26,5	33,9
Espèces rares		1,7	1,7	2,0	2,2	1,8
Total général		30,6	38,5	45,1	28,7	35,7
CHROMADORIDA (39 espèces)						
Actinanema celtica Boucher, 1976	2 A	6,1	4,6	1,3	1,7	3,4
Craspodema octagoniata Gerlach, 1954	2 A	0,3	0,5	0,5	+	0,3
Chromadora nudicapitata Bastian, 1865	2 A	0	0	0	+	
Chromadora poecilosomoides (Filipjev, 1918)	2 A	0	+	0	++	
Chromadoridae sp.	2 A	+	+	+	0	
Chromadorita mucrocaudata Boucher, 1976	2 A	0,7	0,5	0,3	0,3	0,5
Chromadorita nana Lorenzen, 1973	2 A	0	0	++	+	
Chromadorella problematica Boucher, 1976	2 A	0	+	+	+	
Chromadorella salicaniensis Boucher, 1976	2 A	+	++	+	++	
Cervonema sp.	1 B	+	+	+	0	
Dichromadora cucullata Lorenzen, 1973	2 A	2,3	3,5	1,0	4,5	2,8
Hypodontolaimus ponticus (Filipjev, 1918)	2 A	0,4	0,2	0,4	2,4	0,8
Laimella sp.	2 A	+	0	+	++	
Latronema deconinekí Boucher, 1976	2 B	+	+	++	+	
Nannolaimus fusus Gerlach, 1956	1 B	0	+	0	+	
Nannolaimus volutus Gerlach, 1956	1 B	0,4	0,5	0,2	0,8	0,5
Nannolaimoides decoratus Ott, 1972	2 A	0	0	0	+-+	
Neochromadora paramunita Boucher, 1976	2 A	0,7	1,0	1,3	1,7	1,2
Neochromadora sp. 2	2 A	+	+	+	++	
Neotonchus chamberlaini Wieser & Hopper, 1966	2 A	++	++	++	++	
Neotonchus sp. 2	2 A	+	0	+	0	
Paracanthonchus caecus (Bastian, 1865)	2 A	+	+	+	+	
Paracyatholaimus occultus Gerlach, 1956	2 A	1,4	1,1	0,7	1,7	1,2
Paracyatholaimoides asymetricus Boucher, 1976	2 A	1,2	0,5	0,4	0,6	0,7
Pomponema ammophilum Lorenzen, 1972	2 A	0	+	++	0	
Pomponema effilatum Boucher, 1976	2 A	0	0	++	+	
Pomponema multipapillatum (Filipjev, 1922)	2 A	2,1	0,9	0,5	0,9	1,1
Pomponema sp. 4	2 A	+-+	+	+++	+	

Source : MNHN, Paris

Espèces	Type buccal	Novembre 1972	Mars 1973	Mai 1973	Août 1973	Moyenne
CHROMADORIDA (suite)						
Prochromadorella attenuata (Gerlach, 1952)	2 A	+	0	+	0,6	0,2
Prochromadorella dilleyseni (De Man, 1922)	2 A	3,4	2,2	1,0	7,3	3,5
Prochromadorella longicaudata (Kreis, 1929)	2 A	+	++	0	+	
Pseudonchus sp.	2 B	0	+	++	+	
Rhips ornata Cobb, 1920	2 A	0	+	0	+	
Sabatieria celtica Southern, 1914	1 B	2,2	2,1	0,9	1,1	1,6
Sabatieria hilarula De Man, 1922	1 B	0	+	0	0	
Spilophorella paradoxa (De Man, 1888)	2 A	0,1	0,1	0	1,2	0,3
Spilophorella sp. 2	2 A	0	0	0	0,8	0,2
Synonchiella sp.	2 B	0	+	++	++	
Trochamus complexus Boucher, 1976	2 A	+	+	+	+++	
Total partiel		21,3	17,7	8,5	25,6	18,3
Espèces rares		1,5	2,1	2,8	3,2	2,4
Total général		22,8	19,8	11,3	28,8	20,7
ENOPLIDA (16 espèces)						
Anticoma ecotronis Boucher, 1978	1 A	1,5	1,7	0,6	2,8	1,6
Enoploides delamarei Boucher, 1978	2 B	0,6	0,4	0,1	0,7	0,4
Enoplolaimus sp.	2 B	0	0	+	+	
Epacanthion galeatum Boucher, 1978	2 B	0,7	0,9	0,2	0,3	0,5
Eurystomina sp.	2 B	+	0	0	0	
Halalaimus capitulatus Boucher, 1978	1 A	0,9	1,3	0,5	0,8	0,9
Halalaimus nigrilapidarius Boucher, 1978	1 A	0,8	0,5	0	0,6	0,5
Halalaimus sp. 3	1 A	+	+	0	++	
Halalaimus sp. 4	1 A	+	0	0	+	
Lauratonemoides originalis Gerlach, 1956	1 B	0,5	0,3	0,6	1,3	0,7
Mesacanthoides sp.	2 B	0	+	0	+	
Mesacanthion diplechma (Southern, 1914)	2 B	0	+	+	++	
Metenoploides sp.	2 B	0	+	0	0	
Oxystomina elongata (Bütschli, 1874)	1 A	+	+	0	+	
Rhabdodemania sp.	2 B	0	0	0	+	
Viscosia franzii Boucher, 1978	2 B	3,2	2,3	0,5	2,0	2,0
Total partiel		8,2	7,4	2,5	8,5	6,6
Espèces rares		0,5	0,5	0,3	1,0	0,6
Total général		8,7	7,9	2,8	9,5	7,2

Source : MNHN, Paris

mars 1973 ; 3 en mai 1973 ; 3 en août 1973). 17 espèces ont une dominance générale moyenne cumulée de 50 %, 47 espèces constituent 75 % du peuplement. Les 80 % ne sont atteints qu'à 63 espèces alors que 67 espèces ont été retenues par ce mode de classement. Ce choix de ne retenir que 75 % des individus à une saison donnée pour définir le peuplement est justifié par le fait que le nombre d'espèces dominantes n'augmente plus avec le nombre de spécimens observés, mais que seules les espèces rares augmentent, comme le montre Williams (1964). Le nombre d'espèces rares étant particulièrement important chez les Nématodes, j'ai adopté cette limite comme l'avaient fait Yeates (1970) sur les Nématodes terrestres et Lorenzen (1974) sur les Nématodes des sables fins sublittoraux de la mer du Nord.

Source : MNHN, Paris

	ESPÈCE	AUTON (Novembr H nbre	H Dom	I nbre	I Dom	ETE (Aoôt 1973) S bre	S Dom	U nbre	U Dom	TOTAL	MOYENNE Dom. Moy.	Total Général	Dom. gén. moy.	CUMUL	Fréquence
1	RICH KRE	14	1,61	60	8,16	1	1,69	33	4,31	92	3,44	860	7,20	7,20	100
2	MICR CON	71	8,14	20	2,72	1	4,90	32	4,18	118	3,97	698	5,88	13,08	100
3	CHRO REN	8	0,92	10	1,36	99	8,76	10	1,31	131	3,81	510	4,46	17,54	100
4	CYLI DIV	75	8,60	9	1,22	6	5,31	20	2,61	140	4,68	419	3,80	21,34	100
5	PROC DIT	27	3,10	26	3,54	3	7,46	66	8,63	211	7,33	380	3,49	24,83	100
6	ACTI CEL	64	7,34	30	4,08	7	2,17	9	1,18	52	1,72	347	3 43	28,26	100
7	DICH CUC	27	3,10	11	1,50	9	3,94	35	4,58	129	4,54	300	2,80	31,06	100
8	RHYN CER	28	3,21	32	4,35	8	0,64	21	2,75	45	1,74	256	2,52	33,58	100
9	MICR LON	13	1,49	20	2,72	5	1,21	6	0,78	31	1,04	232	2,29	35,87	100
10	RHYN MEG	32	3,66	16	2,18	5	1,21	6	0,78	21	0,66	228	2,16	38,03	91,7
11	VISC FRA	19	2,18	34	4,63	4	3,54	12	1,57	65	2,04	216	2,04	40,07	100
12	IXON SOR	14	1,61	36	4,90	9	1,52	16	2,09	55	1,96	237	1,96	42,03	100
13	TRIC STE	5	0,57	16	2,18	7	0,56	20	2,61	43	1,66	199	1,89	43,92	100

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE IV

STRUCTURE DU PEUPLEMENT

Ayant déterminé la composition faunistique du peuplement, il est maintenant nécessaire d'analyser plus en détail les relations des différentes espèces et leurs variations dans le temps.

L'organisation de la communauté sera étudiée en déterminant les relations quantitatives existant entre les espèces ayant les mêmes exigences, par exemple éthologiques, et vivant dans la même niche écologique. Elle sera aussi analysée en montrant les relations existant entre le nombre d'individus et le nombre d'espèces, soit en évaluant la quantité d'informations fournie par le peuplement (diversité), soit en cherchant la conformité à un modèle mathématique témoin d'un système hiérarchisé selon des critères précis.

Cependant, cette hiérarchie d'abondance peut être altérée par le développement plus ou moins prononcé de certaines espèces à une saison donnée, qui a pour effet de modifier leur classement (dominance) les unes par rapport aux autres. La stabilité saisonnière du peuplement a été déterminée par une analyse de variance de Friedmann (voir Siegel, 1956 p. 166). Dans la plupart des études de peuplement, il n'est retenu qu'un nombre limité d'espèces à forte dominance partant du principe qu'elles suffisent à caractériser le milieu. En utilisant la concordance de rang de Kendall (voir Siegel, 1956 p. 229), pour un nombre croissant d'espèces, j'ai voulu connaître l'impact des espèces rares sur la stabilité saisonnière d'un peuplement. Une fois établi le degré de variation de l'ensemble du peuplement, il était alors intéressant d'évaluer les fluctuations saisonnières de chacune des espèces, en terme d'abondance ou selon l'état de maturité de chaque population spécifique.

1. *Structure trophique de la communauté*

Wieser (1953 *a*) définit une classification éthologique des Nématodes en considérant qu'à une morphologie buccale donnée correspond un comportement alimentaire. Il distingue :

— Groupe 1 A : Mangeurs sélectifs de particules par aspiration de l'œsophage sans mouvements des lèvres. La capsule buccale est de petite taille, sans dents. Les éléments nutritifs sont surtout des bactéries et des substances dissoutes.

— Groupe 2 A : Suceurs de films ou d'épistrates. Capsule buccale faiblement développée, armée de petites dents. La nourriture est grattée et léchée à la surface des grains de sable, à l'aide de denticules.

— Groupe 1 B : Avaleurs non sélectifs de dépôts. Capsule buccale en forme de coupe, plus ou moins grande, sans dents. Digestion des particules sédimentées par aspiration de l'œsophage avec mouvement actif des lèvres, sans sélection des particules.

— Groupe 2 B : Omnivores et prédateurs. Capsule buccale fortement armée de dents ou de crochets. Dilacération de particules de grosse taille ou de proies vivantes.

Wieser et Kanwisher (1961), Teal et Wieser (1966) montrent que cette classification morphologique peut être confirmée par des arguments métaboliques.

Source : MNHN, Paris

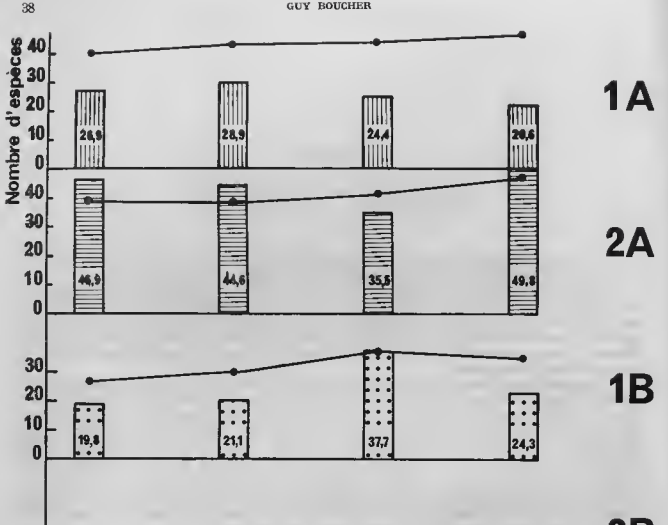

FIG. 10. — Variations saisonnières des proportions et du nombre d'espèces appartenant aux différentes catégories alimentaires selon WIESER. L'évolution du nombre d'espèces répondant à un type buccal est donnée par la courbe en trait plein. Les proportions des individus répondant à ces catégories sont schématisées par les histogrammes. Les suceurs d'épistrates (type 2 A) augmentent en été au détriment des avaleurs non sélectifs de dépôts (type 1 B). Inversement, les avaleurs non sélectifs de dépôts (type 1 B) augmentent au printemps au détriment des suceurs d'épistrates (type 2 A).

Une nette corrélation entre la structure trophique du peuplement et la nature du biotope a été mise en évidence dans de nombreuses études telles que celles de WIESER (1953 *a*), (1959 *a*), (1962), KING (1962), HOPPER & MEYERS (1967 *a* et *b*), OTT (1967), TIETJEN (1969), WARWICK & BUCHANAN (1970), COULL (1970), BOUCHER (1970, 1972 et 1974), VITIELLO (1972 et 1975), JUARIO (1975). Si les sédiments vaseux sont toujours largement dominés par les avaleurs de dépôts type 1 B (50 à 60 % constitués essentiellement des Comesomatidae), les sables sont le plus souvent dominés par les suceurs d'épistrates type 2 A (plus de la moitié de la population, en général 50 à 60 %, essentiellement du fait des Microlaimidae).

Source MNHN, Paris

Dans aucun des peuplements étudiés précédemment, la dominance des mangeurs sélectifs de particules (1 A) n'a été soulignée et ce sont généralement les avaleurs non sélectifs de dépôts (1 B) qui constituent le deuxième groupe. L'originalité de la communauté étudiée réside dans le fait que la proportion des mangeurs sélectifs de particules (1 A) est du même ordre de grandeur que celle du type 1 B (environ 25 %). Ce phénomène est lié à l'existence d'une faune typiquement interstitielle de Stilbonematinae, vivant dans les couches profondes du sédiment, associée aux Rhynchonematidae et aux nombreux Desmoscolecidae de surface. Il est à mettre en relation avec l'excellente circulation de l'eau interstitielle jusque dans les couches profondes du sédiment.

Variations des rapports trophiques selon les saisons

Les variations des différentes catégories alimentaires sont schématisées dans la figure 10. Aucune des catégories ne montre une tendance saisonnière très marquée. Il est cependant possible de distinguer : une légère diminution d'abondance des mangeurs de dépôts sélectifs en été (28.9 % en hiver, 20.6 % en été) liée à la diminution de la circulation de l'eau interstitielle dans la colonne de sédiment ; une proportion plus faible de suceurs d'épistrates au printemps associée à une augmentation des avaleurs de dépôts au printemps (37.7 % au lieu de 20 à 24 %), du fait des apports terrigènes accrus provenant de l'estuaire. Cette tendance est essentiellement due à la diminution sensible de quelques espèces de Chromadoridae (type 2 A) au printemps, telles que *Prochromadorella ditlevseni*, *Dichromadora cucullata*, *Microlaimus* sp. 5 ou *Actinonema cellica* et au développement net d'autres espèces à grande capsule buccale (type 1 B) telles *Richtersia kreisi*, *Parallelocoilas dolffusi*. Il faut aussi souligner que, dans le nombre des spécimens indéterminés au printemps (13.7 %), beaucoup de juvéniles aux premiers stades de Chromadoridae du type 2 A ont été écartés du calcul et de ce fait leur élimination sous-estime la proportion des Chromadoridae (type 2 A).

Juario (1975), dans une communauté de sables infralittoraux comparable, ne peut mettre en évidence d'effet saisonnier sur les proportions des différents groupes trophiques. Il observe cependant qu'une augmentation des avaleurs de dépôts (type 1 B) est toujours associée à une diminution des suceurs d'épistrates (type 2 A), alors que les proportions de mangeurs sélectifs de petites particules (type 1 A) ou celles des carnivores omnivores (type 2 B) restent constantes.

Tietjen (1969), dans un estuaire sablo-vaseux, montre, par contre, un cycle assez net des types trophiques en relation avec le mode de sédimentation et le développement des diatomées. L'accroissement numérique de la population, noté à la fin du printemps et en été, est toujours dû à l'augmentation nette des suceurs d'épistrates (type 2 A), au moment où la production primaire benthique est maximale. Les variations des avaleurs non sélectifs de dépôts (type 1 B) sont moins marquées mais leur abondance est la plus forte à la fin de l'hiver-début du printemps, à une période où les suceurs d'épistrates (type 2 A) sont en nombre réduit.

2. *Diversité du peuplement*

La diversité rend compte des relations existant entre le nombre d'individus et le nombre d'espèces. Son analyse a été effectuée sur chacun des douze prélèvements saisonniers en calculant l'indice de Shannon-Weaver (H), l'équitabilité de Pielou (J), la richesse en espèces (SR) et l'indice de Fisher, Corbet & Williams (α). Les valeurs calculées (tableau 8) sont parmi les plus élevées signalées à ce jour dans un peuplement de Nématodes libres. La diversité (H) varie entre 5.20 et 6.02, l'équitabilité (J) entre 75.36 et 86.73 et l'indice de Fisher entre 28.45 et 46.53 dans des prélèvements unitaires de 5.17 cm^2.

La forte équitabilité, souvent supérieure à 80 %, est généralement considérée comme l'indice d'un peuplement équilibré, comme l'indique Cancela da Fonseca (1966).

Le test non paramétrique de Kruskal-Wallis montre qu'il n'existe aucune différence significative entre les valeurs saisonnières de la richesse en espèces, de l'indice de Shannon, de l'équitabilité ou de l'indice de Fisher & coll. La diversité reste stable au cours de l'année aussi bien par son équitabilité que par sa richesse en espèces.

Source : MNHN, Paris

Prélèvements	Novembre 1972 H	I	J	Mars 1973 N	L	O	Mai 1973 R	Q	P	Août 1973 T	S	U
Nombre d'espèces												
Valeur	102	108	118	98	90	112	162	119	122	130	121	99
Rang	4	5	7	2	1	6	12	8	10	11	9	3
Σ R		16			9			30			23	
Nombre d'individus												
Valeur	793	695	722	633	644	858	1 466	938	919	813	1 143	703
Rang	6	3	5	1	2	8	12	10	9	7	11	4
Σ R		14			11			31			22	
Diversité (H)												
Valeur	5.63	5.67	5.60	5.74	5.35	5.53	5.84	5.20	5.55	6.02	5.60	5.66
Rang	7	9	5.5	10	2	3	11	1	4	12	5.5	8
Σ R		21.5			15			16			25.5	
SR												
Valeur	15.13	16.35	17.78	15.04	13.76	16.43	22.08	17.24	17.73	19.25	17.04	14.95
Rang	4	5	10	3	1	6	12	8	9	11	7	2
Σ R		19			10			29			20	
Équitabilité (J)												
Valeur	84.32	83.90	81.32	86.73	82.42	81.23	79.63	75.36	80.10	85.69	80.96	85.35
Rang	9	8	6	12	7	5	2	1	3	11	4	10
Σ R		23			24			6			25	
α												
Valeur	31.13	35.80	40.05	32.43	28.45	34.39	46.53	36.11	37.73	43.68	34.19	31.40
Rang	2	7	10	4	1	6	12	8	9	11	5	3
Σ R		19			11			29			19	

Kruskal-Wallis

χ^2 (espèces) = 6.28
χ^2 (individus) = 6.18
χ^2 (H) = 1.86
χ^2 (J) = 6.28
χ^2 (FCW) = 4.18
χ^2 (SR) = 4.64
χ^2 ($p < 0.05$) = 7.82

Coefficient de corrélation de Spearman (voir Siegel, 1956 p. 202)
H/J : Sr = 0.55 *
n = 12; Sr ($p < 0.05$) = 0.506
H/SR : Sr = 0.35

Tableau 13. — Valeurs de l'indice de diversité de Shannon (H) et de ses deux composantes : l'équitabilité (J) et la richesse en espèces (SR), de l'indice de diversité de Fisher, Corbet & Williams (α) calculées d'après le nombre d'espèces et d'individus. Aucune fluctuation saisonnière de la diversité ne peut être mise en évidence par le test de Kruskal-Wallis. La diversité est corrélée avec l'équitabilité mais pas avec la richesse en espèces, ce qui signifie que ce sont essentiellement les relations d'abondance spécifiques qui déterminent les valeurs de la diversité

Source : MNHN, Paris

Il existe une corrélation significative, à $p < 0.05$, de la diversité (H) avec l'équitabilité (J) mise en évidence par le coefficient de Spearman ($Sr = 0.55$ pour $n = 12$). Par contre, la corrélation entre diversité (H) et richesse en espèces (SR), n'est pas significative à $p < 0.05$ ($Sr = 0.35$ pour $n = 12$). Les valeurs de la diversité sont beaucoup plus dépendantes des relations d'abondance des espèces que de la richesse en espèces du milieu.

En milieu sublittoral, la diversité est généralement plus faible dans les substrats vaseux que dans les substrats sableux comme l'ont montré les travaux de Warwick & Buchanan (1970) ou de Heip & Decreamer (1974) en mer du Nord, de Juario (1975) dans le German Bight, de Tietjen (1977) dans le Sound de Long Island. Généralement, une forte corrélation inverse apparaît entre l'équitabilité (dominance des espèces) et la teneur en pélites. Ward (1975) montre que l'hétérogénéité du sédiment intervient en favorisant la complexité spatiale permettant le développement d'un nombre plus élevé d'espèces. Les pélites auraient pour effet de colmater les interstices entre les particules grossières et de réduire les possibilités de colonisation du milieu en limitant le nombre de niches disponibles.

Cependant la stabilité des conditions de milieu intervient aussi sur la valeur de la diversité comme l'atteste la forte corrélation inverse entre diversité et amplitude des variations des paramètres physiques trouvée par Ott (1972 *b*) en milieu intertidal. Certains milieux stables riches en pélites, tels les vases profondes ou les vases côtières, peuvent présenter des diversités élevées (Coull, 1972) aussi bien du fait de la richesse en espèces que d'une équitabilité forte (De Bovee, comm. pers.).

3. *Relations d'abondance entre les espèces*

Les Nématodes, par leur densité et leur diversité, dans un volume restreint de sédiment, constituent donc un matériel de choix pour déterminer les lois de répartition des espèces entre elles. Trois types de répartition des effectifs spécifiques sont généralement signalés. Ceux-ci résultent des interactions diverses se produisant entre les espèces et le milieu ou entre les espèces elles-mêmes. Les quelques travaux antérieurs réalisés sur les relations d'abondance des espèces de Nématodes libres ou parasites sont assez contradictoires et ne montrent pas une bonne conformité aux différents modèles proposés. King (1962 et 1964), Schad (1963) et Petter (1966) montrent une certaine conformité des peuplements de Nématodes avec le modèle de McArthur (1957), et Warwick & Buchanan (1970) avec le modèle de Preston (1948).

Par une méthode graphique simple préconisée par Daget (1976), j'ai tenté de préciser la distribution d'abondance entre espèces. En abscisse, a été porté le rang i des différentes espèces et en ordonnée, le logarithme de l'abondance log qi. Dans le cas d'un modèle log linéaire de Motomura, (cité par Inagaki, 1967), les logarithmes des effectifs s'alignent selon une droite. Selon Inagaki (1967), ce modèle s'applique lorsque tous les individus de toutes les espèces ont besoin pour subsister d'une surface rigoureusement égale. Il correspond à une loi de concurrence.

Dans le cas d'un modèle log normal de Preston, les logarithmes des effectifs sont distribués au hasard autour de leur moyenne et les points représentés en log qi et i se répartissent selon une sigmoïde, les valeurs correspondant aux premières espèces étant nettement au-dessus et les valeurs correspondant aux espèces rares étant nettement au-dessous d'une droite passant approximativement par les points médians. Daget, Le Cordier et Leveque (1973) pensent que la lognormalité des distributions d'abondance implique que les effectifs des espèces dépendent tous d'un même ensemble de facteurs biotiques ou abiotiques.

Enfin, dans le cas d'un modèle de Mac Arthur (1957) (« brocken stick model ») la dominance des espèces, exprimée en fonction du rang, forme une droite, décrivant un peuplement où toutes les espèces sont en équilibre. Bien que King (1964) ait pensé que ce modèle pouvait s'appliquer en fractionnant les espèces d'un peuplement hétérogène en groupes occupant des niches écologiques voisines, Hairston (1969) a montré que la taille de la surface de prélèvement modifiait la conformité à ce modèle. Celui-ci ne semble donc avoir aucune signification écologique particulière et ne peut être signalé que pour son intérêt historique.

Source : MNHN, Paris

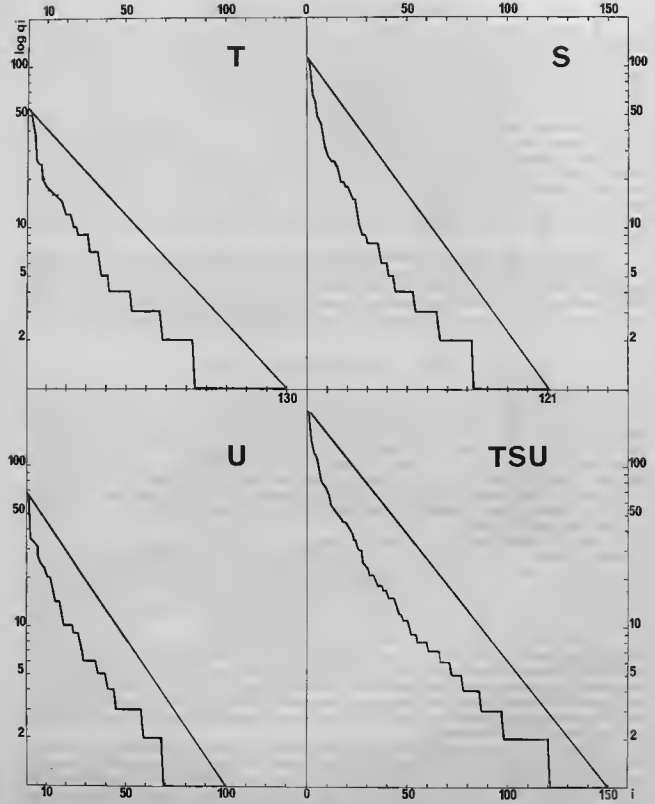

Fig. 11. — Distribution d'abondance, en i, log qi, des espèces, des prélèvements d'été (T, S et U) et de leur somme (T.S.U.). En ordonnée est porté le logarithme de l'abondance et en abscisse le rang de classement. Les espèces les plus dominantes sont plus abondantes qu'elles ne devraient l'être.

Source MNHN, Paris

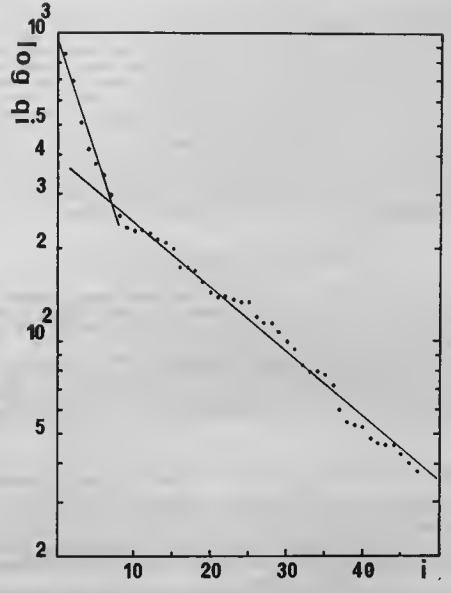

FIG. 12. — Distribution d'abondance, en i, log qi, des 47 espèces constituant 75 % du peuplement annuel. Le peuplement ne constitue pas une nomocoenose car il est formé de deux groupes d'espèces à lois de répartition loglinéaires.

Les abondances spécifiques de chacun des trois prélèvements (T, S, U) d'été (Figure 11) et celles des 47 espèces dominantes retenues comme représentant 75 % du peuplement annuel (Figure 12) ont été analysées graphiquement.

Aucune courbe ne peut être assimilée à un modèle mathématique simple. La concavité des courbes est nettement tournée vers le bas, les espèces les plus dominantes étant trop abondantes, de même que les espèces rares. L'aspect des courbes ne change pas sensiblement que l'on prenne en considération un prélèvement mensuel unique (T, S ou U) ou la somme des trois (T + S + U). La taille du prélèvement unitaire est donc suffisante pour apprécier la distribution. Dans le cas de la distribution moyenne annuelle des 47 espèces retenues où les espèces rares sont donc éliminées (Figure 12), la courbe est constituée de deux segments de droite présentant une rupture de pente nette après la huitième espèce. Les huit premières espèces sont trop abondantes et possèdent des relations d'abondance distinctes

Source : MNHN, Paris

des espèces suivantes. Tout se passe comme si on avait deux relations log linéaires successives. Le même phénomène vient d'être montré dans un peuplement de Copépodes Harpacticoïdes des lagunes du Bassin d'Arcachon par Castel (1980). Dans ce milieu eutrophe soumis à des crises dystrophiques, l'auteur attribue cette particularité à l'opposition entre espèces immigrantes et espèces autochtones.

Le peuplement étudié ne peut donc être considéré comme une nomocoenose selon Daget, Lecordier et Leveque (*op. cit.*), c'est-à-dire un peuplement répondant à un modèle proche de la log linéarité ou de la log normalité. Deux hypothèses sont alors à envisager : ou bien le peuplement est en évolution rapide, ce qui est à exclure puisque sa stabilité saisonnière est forte, ou bien le milieu doit être considéré comme hétérogène. Bien qu'appartenant au même taxon et présentant des tailles relativement homogènes, les différentes espèces de Nématodes de ce peuplement ne vivent pas dans la même niche écologique et ne rentrent souvent pas en concurrence bien que se côtoyant. Il est probable que cette séparation en deux nomocoenoses distinctes favorise les densités souvent élevées et la diversité importante de la plupart des peuplements de Nématodes. Il n'est pas possible de considérer ce type de peuplement des sables fins comme une communauté homogène.

4. Influence de la saison sur la structure du peuplement

L'analyse de variance de Friedman à deux directions, appliquée aux 47 espèces représentant 75 % du peuplement total, montre qu'il n'est pas possible de mettre en évidence un effet saisonnier sur le classement (rang) des espèces. Le test a été appliqué sur la somme des individus de chaque espèce déterminés aux quatre saisons dans trois prélèvements simultanés.

La valeur du $\chi^2 = 1{,}152$ pour un degré de liberté de 3, est nettement inférieure à celle tabulée à $p < 0.05$, soit 7.82. L'abondance respective des espèces ne dépend donc pas de la saison. C'est bien le même peuplement qui a été échantillonné aux quatre saisons. Le peuplement est donc particulièrement stable au cours de l'année puisqu'aucune tendance ne peut être détectée dans le classement des abondances des espèces.

5. Influence du nombre d'espèces étudiées sur l'évaluation de la stabilité du peuplement

Bien qu'il présente une signification comparable à celle de l'analyse de variance de Friedman, le coefficient de concordance de rang de Kendall a été calculé, d'une part pour fournir une comparaison avec les valeurs signalées dans la littérature et d'autre part, pour déterminer quel était le degré de stabilité des espèces rares (suffisamment représentées pour que leurs variations soient significatives) par rapport aux espèces dominantes.

Sur les 47 espèces représentant 75 % du peuplement pour les 12 prélèvements réalisés aux quatre saisons, le calcul a été réalisé sur la somme des abondances spécifiques à une saison donnée. La valeur du coefficient de concordance obtenue est élevée ($W = 0.65$). La concordance de rang est hautement significative à $P < 0.001$ lorsqu'elle est testée par $\chi^2_{46} = 4\ (47 - 1)\ 0.65 = 120.24$. Le peuplement présente donc une excellente stabilité dans le classement relatif des différentes espèces en fonction de la saison.

Warwick et Buchanan (1971) avaient calculé un coefficient de concordance de 0.71 pour les 10 premières espèces d'un peuplement de vase sublittorale. De même Juario (1975) avait déterminé un coefficient de Kendall $W = 0.73$ sur les 11 premières espèces d'un peuplement de sables sublittoraux. Dans les deux cas, la liste faunistique de Nématodes était constituée par des espèces les plus abondantes à dominance relativement forte (10.2 à 43 % pour la première espèce *Microlaimus turgofrons* étudiée par Juario, 5.8 à 15.3 % pour la première espèce *Dorylaimopsis punctatus* étudiée par Warwick dont les rangs étaient particulièrement constants). Disposant d'un échantillonnage beaucoup plus important de spécimens de chaque espèce, j'ai voulu savoir à quel niveau de la liste faunistique les espèces étaient les plus stables. La valeur du coefficient de concordance de rang a été calculée en

Source : MNHN, Paris

prenant en considération un nombre croissant d'espèces de la liste faunistique (Figure 13). La valeur du coefficient, faible pour un petit nombre d'espèces, s'accroît rapidement (partiellement du fait que la puissance du test augmente avec le nombre d'espèces considérées) et la concordance devient significative, à $p < 0.05$, à partir de la 16e espèce, soit pour près de 50 % du peuplement. La valeur de W se stabilise à un niveau proche de 0.45 jusqu'à la 30e espèce environ avant de recommencer à croître jusqu'à la 47e espèce (75 % du peuplement).

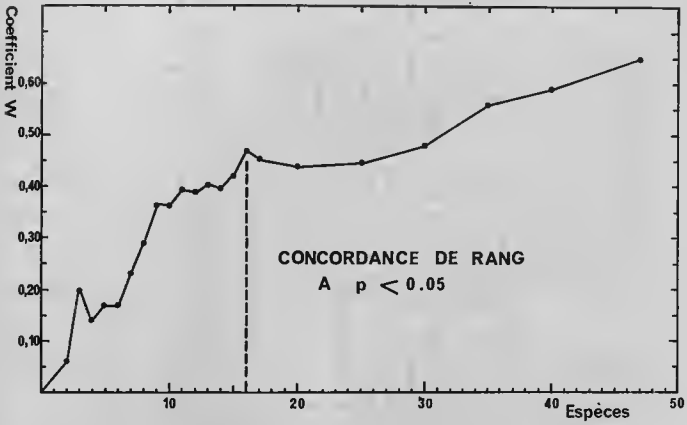

FIG. 13. — Évolution de la valeur du coefficient de concordance de rang de KENDALL en fonction du nombre d'espèces retenues pour son calcul. La concordance W ne devient significative, à $p < 0.05$, que lorsqu'au moins 16 espèces sont prises en considération.

Cette notion peut être comparée à la notion d'aire minimum lors de prélèvements pour être assuré d'un échantillonnage satisfaisant. Les espèces classées premières dans le peuplement ne sont pas forcément celles qui caractérisent le mieux la stabilité de celui-ci. Il est probable que le groupe dominant des 15 espèces est constitué d'espèces opportunistes dont la dominance varie selon les microconditions ambiantes. En fait, le groupe qui représente entre 50 et 75 % du peuplement total, beaucoup plus stable, est celui qui serait le plus apte à caractériser les variations éventuelles du biotope en cas de fluctuations naturelles ou accidentelles des conditions ambiantes. Il faut cependant remarquer que cette stabilité est renforcée par le mode de classement des espèces utilisé qui consiste à ne retenir que les espèces dont la dominance représente 75 % du peuplement à une saison donnée. Cette sélection a pour effet d'éliminer celles qui sont présentes accidentellement.

Il est probable que chaque type de Nématocoenose est caractérisé par une évolution différente de la valeur de W en fonction du nombre d'espèces ordonnées. En milieu sublittoral stable, les sédiments vaseux semblent présenter une plus grande stabilité des espèces les plus dominantes que des espèces rares, alors que le phénomène contraire semble se produire dans les sables.

Source : MNHN, Paris

Kruskal-Wallis χ^2 95 % = 7.81 df = 3	χ^2 observé	Test F (Transformation Log 10) F 95 % = 4.07 $DF_1 = 3$ $DF_2 = 8$	F observé	Test F F 95 % = 4.07 $DF_1 = 3$ $DF_2 = 8$	F observé
1. *Prochromadorella ditlevseni* *	9.46	1. *Theristus bastiani* *	13.16	1. *Richtersia kreisi*	18.33
2. *Theristus bastiani* *	8.88	2. *Prochromadorella ditlevseni* *	12.60	2. *Prochromadorella ditlevseni* *	15.64
3. *Enoploides delamarei*	8.67	3. *Actinonema celtica* *	8.10	3. *Dichromadora cucullata*	8.10
4. *Actinonema celtica* *	8.44	4. *Richtersia kreisi*	7.72	4. *Actinonema celtica* *	8.04
5. *Dichromadora cucullata*	8.42	5. *Monoposthia mirabilis*	5.64	5. *Theristus bastiani* *	5.15
6. *Alaimella cincta*	8.08			6. *Monoposthia mirabilis*	5.11
7. *Pseudodesmodora amphidiscata*	8.04			7. *Anticoma ecotronis*	4.76
8. *Meylia alata*	7.86				

Tableau 9. — Espèces présentant une variation d'abondance saisonnière, significative à $p < 0.05$, sélectionnées par le test du χ^2 (Kruskal-Wallis) et par le test F (ANOVA) avec et sans transformation normalisante des abondances spécifiques. Les espèces retenues ne sont pas les mêmes selon le test utilisé. Seules celles marquées d'un astérisque (*) sont retenues dans les trois cas. Elles sont donc distribuées au hasard dans le sédiment. Trois espèces *Richtersia kreisi*, *Monoposthia mirabilis*, *Anticoma ecotronis* ne sont retenues que par le test non paramétrique et présentent une dispersion mosaïque marquée.

Source : MNHN, Paris

6. *Évolution saisonnière des espèces de Nématodes*

Aucune variation saisonnière des densités observées n'a pu être mise en évidence chez les Nématodes par le test de Kruskall-Wallis. Par ailleurs, la concordance de rang de Kendall ou l'analyse de variance de Friedmann indiquent une bonne stabilité temporelle de l'ensemble du peuplement. Il est donc nécessaire de déterminer si les abondances de chacune des espèces constitutives varient significativement selon les saisons et quelles sont les espèces qui sont susceptibles de présenter de telles fluctuations.

Sur chacune des 67 espèces retenues pour l'étude quantitative du peuplement, l'analyse de variance à un facteur (Anova) a été réalisée, sans transformation des abondances de chaque prélèvement en Log 10 et avec transformation normalisante, ainsi que le test de Kruskal-Wallis. Le tableau 9 fournit le classement par ordre décroissant des valeurs de χ^2 et de F des espèces dont les variations saisonnières sont significatives au niveau 95 %. Les premières espèces classées sont celles qui présentent la plus forte tendance à une variation saisonnière d'abondance. Comme on pouvait le supposer, le nombre limité d'espèces retenues par les trois méthodes est différent. L'intérêt du test de Kruskal-Wallis pour déterminer les variations dans le temps d'un peuplement est de ne pas tenir compte du type de répartition. Les différentes espèces ont en effet des types de répartition variables (uniforme — agrégats) qui peuvent changer selon les saisons et seul un test non paramétrique peut en tenir compte.

Trois espèces, *Prochromadorella ditlevseni*, *Actinonema cellica* et *Theristus bastiani* présentent des variations d'abondances saisonnières significatives, quelle que soit la méthode. Elles sont donc probablement distribuées au hasard dans le sédiment sans agrégation à toutes les saisons. *Richtersia kreisi* présente une distribution spatiale en mosaïque marquée, différente selon les saisons, puisque ses fluctuations hautement significatives par le test F, l'étaient beaucoup moins par le test F (log 10) et pas du tout par le test Kruskal-Wallis. Il en est de même pour *Monoposthia mirabilis* et *Anticoma ecotronis* qui ne montrent pas de fluctuations saisonnières significatives. Du fait de leur faible abondance, le classement de *Enoploides delamarei*, *Alaimella cincta*, a peu de signification biologique, bien que le test ait montré une réelle tendance saisonnière.

Aucune des huit espèces retenues par le test ne présente une valeur F significative à 99 % par le χ^2. Les variations inter-saisonnières, même si elle existent pour ces espèces, sont donc peu marquées. Toutes les autres espèces ne montrent aucune variation d'abondance saisonnière significative, soit plus de 88 % des espèces soumises à ce test non paramétrique.

Il peut sembler contradictoire que quelques espèces présentent une tendance à un cycle saisonnier, alors que l'ensemble de la population est stable. En fait, la forte diversité spécifique des Nématodes de ce type de sédiment entraîne une régulation remarquable des densités, d'une part parce que le nombre d'espèces à cycle saisonnier est limité, et d'autre part parce que les faibles différences d'abondances de chaque espèce se masquent l'une l'autre, car elles sont asynchrones.

7. *État de maturité du peuplement*

Quelques rares analyses de cycles reproducteurs des Nématodes marins ont été réalisées en déterminant la taille de chaque individu du peuplement, souvent sur un nombre limité d'espèces telles *Enoplus communis* par Wieser & Kanwisher (1960) ; *Metoncholaimus* sp. par Hopper & Meyers (1966) ; *Oncholaimus brachycercus* par Skolmun & Gerlach (1971) ; *Dorylaimopsis mediterraneus* *Hypodontolaimus ponticus*, *Sabatieria proabyssalis*, *Sabatieria granulosa*, *Parironus bicuspis*, *Axonolaimus arcuatus* par De Bovee (inédit). Cette approche est difficilement réalisable sur les peuplements très diversifiés. Une analyse plus sommaire des proportions des représentants des différentes cohortes (mâles, femelles gravides, femelles en voie de maturation, femelles immatures et juvéniles) a été adoptée.

Source : MNHN, Paris

	I	%	J	%	H	%	N	%	L	%	O	%
1. ♂♂	119	16.19	167	22.33	214	27.64	178	25.98	144	19.30	183	21.61
2. ♀♀	84	11.43	66	8.82	44	5.05	110	16.06	42	5.63	116	13.70
3. ♀	33	4.49	18	2.41	59	6.77	21	3.07	17	2.28	40	4.72
4. j ♀	10	1.30	18	2.41	9	1.03	19	2.77	13	1.74	18	2.13
5. juv.	489	66.53	479	64.04	519	59.52	357	52.12	530	71.05	490	57.85
Total	735	100	748	100	872	100	685	100	746	100	847	100
Adultes/Juvéniles	0.50		0.56		0.68		0.92		0.41		0.73	
Mâles/Femelles	0.94		1.64		2.15		1.19		2		1.05	

	R	%	P	%	Q	%	T	%	S	%	U	%
1. ♂♂	268	15.46	173	16.91	196	19.76	176	21.36	233	19.43	140	20.26
2. ♀♀	245	14.13	116	11.34	178	17.94	103	12.50	85	7.09	83	12.01
3. ♀	31	1.79	23	2.25	27	2.72	27	3.28	42	3.50	44	6.37
4. j ♀	35	2.02	24	2.35	19	1.92	35	4.25	37	3.09	4	0.58
5. juv.	1 155	66.61	687	67.16	572	57.66	483	58.62	802	66.89	420	60.78
Total	1 734	100	1 023	100	992	100	824	100	1 199	100	691	100
Adultes/Juvéniles	0.71		0.50		0.65		0.50		0.49		0.73	
Mâles/Femelles	1.07		1.42		1.07		0.86		1.06		0.87	

Tableau 10. — Abondances et proportions des différentes cohortes. Proportion des adultes par rapport aux juvéniles et sex-ratio.
♂♂ : mâles ♀♀ : femelles gravides ♀ : femelles en voie de maturation j ♀ : jeunes femelles juv : juvéniles.
I, J, H : Novembre 1972. N, L, O : Mars 1973. R, P, Q : Mai 1973. T, S, U : Août 1973.

Source : MNHN, Paris

État de maturité de l'ensemble du peuplement

Le tableau 10 résume l'abondance des différentes cohortes et leur proportion dans les douze prélèvements. Les juvéniles sont abondants à toutes les saisons et leurs proportions sont assez constantes par rapport à celles des adultes. Afin de déterminer si celles-ci varient selon la saison, c'est-à-dire si l'état reproducteur change en fonction du temps, les données ont été regroupées dans des tableaux de contingence. L'hypothèse nulle suppose que les proportions des cohortes ne varient pas selon la saison et elle est testée par le test du χ^2 qui décèle toute différence entre colonnes dans les proportions de ligne à ligne.

Appliquée au peuplement total en distinguant un nombre variable de cohortes (2 = adultes et juvéniles ; 3 = mâles, femelles et juvéniles ; 4 = mâles, femelles gravides, femelles en voie de maturation et juvéniles ; 5 = mâles, femelles gravides, femelles en voie de maturation, jeunes femelles et juvéniles), les valeurs du χ^2 trouvées (tableau 11) sont toujours supérieures à celles fournies par la table, pour un degré de liberté donné, à $p < 0.05$. L'association entre les deux classifications est donc toujours significative (la proportion des différentes cohortes n'est pas la même aux quatre saisons) et d'autant plus que le nombre de cohortes est élevé. Il est donc possible de dire que la saison a un effet sensible sur l'état reproducteur du peuplement.

Nombre de cohortes	Degré de liberté	χ^2 observé	χ^2 théorique 95 %	99 %
2	3	9.504 *	7.815	11.345
3	6	47.261 **	12.592	16.812
4	9	110.133 **	16.919	21.666
5	12	128.403 **	21.026	26.217

TABLEAU 11. — Valeur du χ^2 calculée par tableau de contingence, pour un nombre variable de cohortes tirées du peuplement total. La proportion entre les différentes cohortes n'est pas la même aux quatre saisons, quel que soit le nombre de cohortes établies.

Si l'on considère cinq cohortes, il apparaît que les mâles sont plus abondants que ne le prévoient les valeurs théoriques en novembre et en mars, alors qu'ils le sont moins en mai. Les femelles mûres sont plus abondantes que prévu en mai et moins abondantes en novembre et août. Les femelles en voie de maturation sont plus abondantes en novembre et août, alors qu'elles le sont moins en mai. Les jeunes femelles sont plus abondantes en août et moins abondantes en novembre. Les juvéniles sont légèrement plus abondants au printemps que prévu et moins abondants en hiver.

Il semble donc que de plus grandes proportions de femelles gravides et de juvéniles soient présentes dans les prélèvements du printemps. Inversement, dans les prélèvements d'été et d'automne apparaît une plus grande proportion de femelles en voie de maturation.

Le sex-ratio est assez variable dans les prélèvements de la Pierre Noire (0.86 à 2.15). Ce phénomène reflète la distribution mosaïque des mâles et des femelles dans le sédiment qui semble plus prononcée que celle des adultes par rapport aux juvéniles (0.41 à 0.92). WARWICK & BUCHANAN (1971) signalent un sex-ratio variant de 0.68 à 1.59 et JUARIO (1975) variant de 0.77 à 1.

État de maturité des espèces dominantes

Pour chacune des 17 espèces représentant 50 % du peuplement, suffisamment représentées pour que les abondances des cohortes permettent d'appliquer le test, la valeur du χ^2 a été de la même

Source : MNHN, Paris

façon calculée. Du fait du nombre plus réduit d'individus échantillonnés, il semble prudent de limiter l'étude des variations d'abondance aux adultes et aux juvéniles. Plus des deux tiers des 17 espèces dominantes ne présentent pas de variations significatives des proportions de ces deux cohortes. Celles qui en présentent sont constituées, soit par des espèces montrant une proportion plus élevée de juvéniles (que ne le prévoient les tables de contingence) en été et éventuellement en automne ainsi qu'une proportion moindre d'adultes en hiver et éventuellement au printemps, telles *Richtersia kreisi* ($\chi^2 = 11.7$), *Rhynchonema megamphidum* ($\chi^2 = 16.5$) et partiellement *Anticoma ecotronis* ($\chi^2 = 12.5$), soit par des espèces présentant une proportion plus forte d'adultes en été (et éventuellement en automne) telles *Izonema sordidum* ($\chi^2 = 33.7$) et *Sabatieria celtica* ($\chi^2 = 8.4$).

Les déviations des abondances des cohortes de chaque espèce à la valeur théorique calculée par table de contingence ne correspondent pas à celle observée pour l'ensemble de la population. Les 17 espèces dominantes ne sont donc pas responsables individuellement de la variation saisonnière de l'âge de la population observée au printemps. Il est probable que ce sont plutôt les espèces rares qui se reproduisent au printemps, principalement les espèces de Chromadoridae. En fait, il y a asynchronie dans les cycles reproducteurs de toutes les espèces du peuplement, ce qui contribue à la stabilité des densités observées.

Warwick & Buchanan (1971), Scheibel (1973), Lorenzen (1974) et Juario (1975) avaient noté que les proportions de femelles gravides et de juvéniles restent assez constantes en milieu sublittoral au cours de l'année. Si Warwick et Buchanan ne peuvent déceler aucune variation significative des proportions des quatre cohortes par analyse de variance par rapport à celle de huit prélèvements de référence réalisés le même jour, néanmoins Juario signale des proportions de juvéniles excédant 50 % en mai et en octobre.

ESPÈCES	Automne	Hiver	Printemps	Été	Moyenne
1. *Richtersia kreisi*	0.29	0.51	0.35	0.18	0.33 ± 0.08
2. *Microlaimus conspicuus*	0.67	0.50	0.57	0.42	0.54 ± 0.06
3. *Chromaspirina renaudae*	0.33	0.48	0.31	0.36	0.37 ± 0.04
4. *Cylindrotheristus divertens*	0.81	0.54	0.48	0.51	0.58 ± 0.09
5. *Prochromadorella ditlevseni*	1.60	1.29	2.17	1.22	1.57 ± 0.25
6. *Actinonema celtica*	2.04	2.53	2.14	1.48	2.05 ± 0.25
7. *Dichromadora cucullata*	1.35	2.48	2.36	1.53	1.93 ± 0.33
8. *Rhynchonema ceramotos*	0.53	0.80	0.84	0.67	0.71 ± 0.08
9. *Microlaimus sp. 5*	0.25	0.49	0.62	0.72	0.52 ± 0.12
10. *Rhynchonema megamphidum*	0.53	1.28	1.89	0.50	1.05 ± 0.38
11. *Viscosia franzii*	0.20	0.26	0.28	0.31	0.26 ± 0.03
12. *Izonema sordidum*	0.44	1.10	0.96	5.11	1.90 ± 1.25
13. *Tricoma steineri*	1.19	1.60	2.13	3.78	2.18 ± 0.66
14. *Theristus bastiani*	0.13	0	0.43	0.01	0.14 ± 0.12
15. *Anticoma ecotronis*	0.79	0.39	1.27	0.28	0.68 ± 0.26
16. *Sabatieria celtica*	0.14	0.14	0.12	0.48	0.22 ± 0.10
17. *Parallelocoilas dollfusi*	0.40	0.60	0.22	0.45	0.42 ± 0.09

Tableau 12. — Valeurs du rapport Adultes/Juvéniles, aux différentes saisons, pour les 17 premières espèces. La variabilité de ce rapport souligne les différences profondes existant entre les modes de reproduction de chacune des espèces.

Source : MNHN, Paris

L'interprétation de l'état de maturité du peuplement est compliquée par le fait que chacune des espèces présente une proportion $\frac{\text{juvéniles}}{\text{adultes}}$ très différente (Tableau 12) qui est le reflet du cycle reproducteur. En général, la proportion de juvéniles est beaucoup plus forte que celle d'adultes (Adultes/Juvéniles = 0.57 à 0.69 pour l'ensemble du peuplement), mais certaines espèces montrent la tendance contraire par exemple *Prochromadorella ditlevseni* (1.57 $\pm$ 0.25), *Actinonema celtica* (2.05 $\pm$ 0.25), *Dichromadora cucullata* (1.93 $\pm$ 0.33), *Tricoma steineri* (2.18 $\pm$ 0.66) et à certaines saisons *Ixonema sordidum* (1.90 $\pm$ 1.25) et *Rhynchonema megamphidum* (1.05 $\pm$ 0.38).

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE V

RÉPARTITION VERTICALE DANS LA COLONNE DE SÉDIMENT

Les possibilités de pénétration de la méiofaune dans le substrat sont régies par au moins six facteurs essentiels passés en revue par Tietjen (1969), Wieser & coll. (1974) :

— le profil du pH ;
— la décroissance de la teneur en oxygène ;
— la décroissance de la teneur en eau interstitielle ;
— les différences de la teneur en matière organique utilisable ;
— le gradient de température ;
— le gradient de salinité.

Chaque espèce se répartit dans la colonne de sédiment selon son adaptation écophysiologique aux conditions ambiantes. Wieser (1975), ainsi que Wieser & Schiemer (1977) fournissent une excellente revue des modalités de cette adaptation chez les Nématodes qui constituent l'un des groupes présentant les meilleures tolérances à la vie en milieu réduit ; Fenchel & Riedl (1970).

En milieu intertidal, nombreuses ont été les études sur la répartition verticale de la méiofaune. Les travaux préliminaires de Moore (1931), Krogh & Sparck (1936), Rees (1940), Mare (1942), dans les sédiments vaseux montrèrent que la méiofaune est concentrée principalement dans les premiers centimètres du sédiment. Dans les zones intertidales sableuses, la faune interstitielle peut pénétrer jusqu'à plusieurs dizaines de centimètres ainsi que l'attestent les travaux de Smidt (1951), Renaud-Debyser (1963), Fenchel & Jansson (1966), Fenchel, Jansson & Von Thun (1967), Ott (1972 *a*), Harris (1972 *a* et *b*), McIntyre & Murison (1973), Wieser & coll. (1974). Dans les zones vaseuses de schorres d'estuaires, Wieser & Kanwisher (1961), Wieser (1964), Teal & Wieser (1966), Barnett (1968), Tietjen (1969), Fenchel (1969 et 1971), Skoolmun & Gerlach (1971), signalent que les Nématodes sont capables de pénétrer profondément dans le substrat réduit alors que la répartition des Copépodes est limitée aux couches superficielles du sédiment.

La répartition verticale subit des fluctuations saisonnières, marquées en milieu intertidal, du fait de l'instabilité des conditions physicochimiques accentuées par les rythmes d'immersion et d'émersion. Renaud Debyser (1963) signale des migrations verticales dans les plages pouvant atteindre 60 à 70 centimètres. Harris (1972), pour les Copépodes, et Tietjen (1969) pour les Nématodes, montrent un enfoncement général de la faune durant la période hivernale à basse température. Skoolmun & Gerlach (1971), dans l'estuaire de la Weser, mettent en évidence un net enfoncement des Nématodes en décembre-janvier alors que le bloom quantitatif du printemps se produit à tous les niveaux de la colonne de sédiment, bien qu'il soit plus prononcé en surface. Dans d'autres cas cependant, les fluctuations saisonnières restent faibles et la grande majorité de la faune vit dans le premier centimètre tout au long de l'année (Platt, 1977).

La répartition verticale de la méiofaune dans le sédiment peut aussi varier rapidement lorsque les conditions d'environnement changent brutalement au cours du cycle de marée. Ces variations ont

Source : MNHN, Paris

surtout été étudiées dans les plages sableuses par Perkins (1958), Renaud-Debyser (*op. cit.*), Boaden (1968), Boaden & Platt (1971), McIntyre & Murison (1973). Rieger & Ott (1971) distinguent des migrations actives montantes au moment de la submersion du sable par la marée et des migrations passives.

En milieu sublittoral, où les fluctuations saisonnières des conditions ambiantes sont atténuées, très peu d'études ont été consacrées aux variations annuelles de la répartition verticale de la méiofaune. Les premières données sont celles de Soyer (1971) et Boucher (1972) sur une vase terrigène côtière de Méditerranée. Dans le même biotope, De Bovee & Soyer (1974) indiquent un enfoncement général des Nématodes lors des périodes de forte agitation hydrodynamique mais ne peuvent mettrent en évidence de rythme saisonnier régulier. Aucune variation rapide de répartition liée à un phénomène rythmique tel que la marée ou le courant, n'a pu jusqu'à maintenant être démontrée.

1. *Répartition verticale de l'ensemble du peuplement*

Je me suis attaché à suivre l'évolution de la répartition verticale des Nématodes aux quatre saisons caractéristiques, sur trois prélèvements simultanés, en considérant que les variations rythmiques de courte période présentaient une influence négligeable. Les carottages ont cependant tous été réalisés à l'étale de pleine mer pour supprimer un effet éventuel de la marée.

Couche sédimentaire étudiée

Une analyse préliminaire de la colonisation du sable fin de la Pierre Noire a montré que les Nématodes pouvaient peupler une profondeur d'environ 15 centimètres sous la surface du sédiment. Les impératifs de prélèvement en plongée autonome ont généralement limité la pénétration des carottes prélevées à 14 centimètres et quelquefois à 11 centimètres durant la période hivernale où l'effort musculaire violent est plus pénible du fait de la basse température de l'eau. Une telle épaisseur fournit entre 95 et 99 % des Nématodes en place.

Les hauteurs de prélèvements adoptées par les différents auteurs sont particulièrement variables. A titre d'exemple : 1,5 centimètres chez Hopper & Meyers (1967), 8 centimètres chez Skoolmun & Gerlach (1971), 5 centimètres chez Tietjen (1969), 10 à 12 centimètres chez De Bovee & Soyer (1974), 7 centimètres chez Warwick & Buchanan (1971.) La hauteur de la couche de sédiment prélevée peut avoir une importance fondamentale, par exemple lors de l'étude de cycles de densité. Skoolmun & Gerlach (*op. cit.*) montrent qu'une carotte de vérification de 30 cm de longueur effectuée en hiver contient, en grande quantité, au moins une espèce, *Theristus blandicolor* jusqu'à près de 30 centimètres. Les prélèvements mensuels du cycle ayant été effectués seulement jusqu'à 8 cm, les résultats obtenus pour cette espèce ne sont pas significatifs. Il est probable qu'une partie des minima de densité observés durant la saison hivernale dans certaines études sont en fait provoqués par le mode de prélèvement trop superficiel qui ne récolte pas l'ensemble de la faune.

Répartition verticale des Nématodes

Les variations du nombre de Nématodes, dans chacune des tranches de un centimètre sectionnées, après prélèvement, sont assez brutales. La répartition verticale moyenne (de trois carottages) aux différentes saisons de l'année a été représentée dans la figure 14. Dans chaque strate de un centimètre, le pourcentage moyen des individus est signalé. Si la profondeur de pénétration est comparable aux quatre saisons, la position moyenne du centre de gravité de la population est assez différente : 2.97 centimètres en novembre, 5.33 centimètres en mars, 1.48 centimètre en mai et 2.49 centimètres en août. Les variations inter-saisonnières de la position du centre de gravité sont significatives à $p < 0{,}05$ puisque la valeur du $\chi^2 = 9{,}667$, pour un degré de liberté de 3, obtenue par le test de Kruskal-Wallis (Tableau 13), est supérieure à celle de la table ($\chi^2 = 7.815$), ce qui implique que trois prélèvements pris le même jour présentent des positions de centre de gravité significativement différentes de celles des prélèvements réalisés aux diverses saisons.

Source : MNHN, Paris

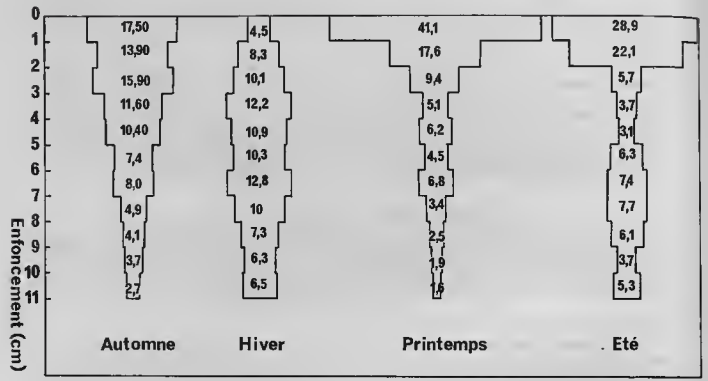

FIG. 14. — Pourcentage moyen de Nématodes comptés, aux quatre saisons caractéristiques, dans chaque strate de un centimètre de la colonne de sédiment. Le peuplement s'établit dans l'ensemble de la colonne sédimentaire en hiver et migre en surface au printemps et en été.

Il se produit un net enfoncement des Nématodes en hiver (4.55 % seulement dans le premier centimètre). Au printemps, au contraire, la population se développe essentiellement dans le premier centimètre puisque 41.11 % des individus y sont recensés. Bien que les centres de gravité des peuplements d'automne et d'été soient assez proches, la répartition automnale est beaucoup plus homogène que l'estivale caractérisée par deux zones d'abondances plus marquées (surface et tranche 6-10 centimètres).

	Automne	Rang	Hiver	Rang	Printemps	Rang	Été	Rang
1	3.41	9	6.47	12	1.22	1	2.87	7
2	3.14	8	5.58	11	1.57	2	2.64	6
3	2.38	5	3.98	10	1.66	3	1.95	4
Σ R		22		33		6		17

$$\chi^2_{(4-1)} = \frac{12}{12\,(12+1)}\left(\frac{(22)^2 + (33)^2 + (6)^2 + (17)^2}{3}\right) - 3\,(12+1) = 9.667$$

TABLEAU 13. — Position des centres de gravité du peuplement dans les douze prélèvements saisonniers (établie sur les onze premiers centimètres) testée par le test de KRUSKAL-WALLIS.

Source : MNHN, Paris

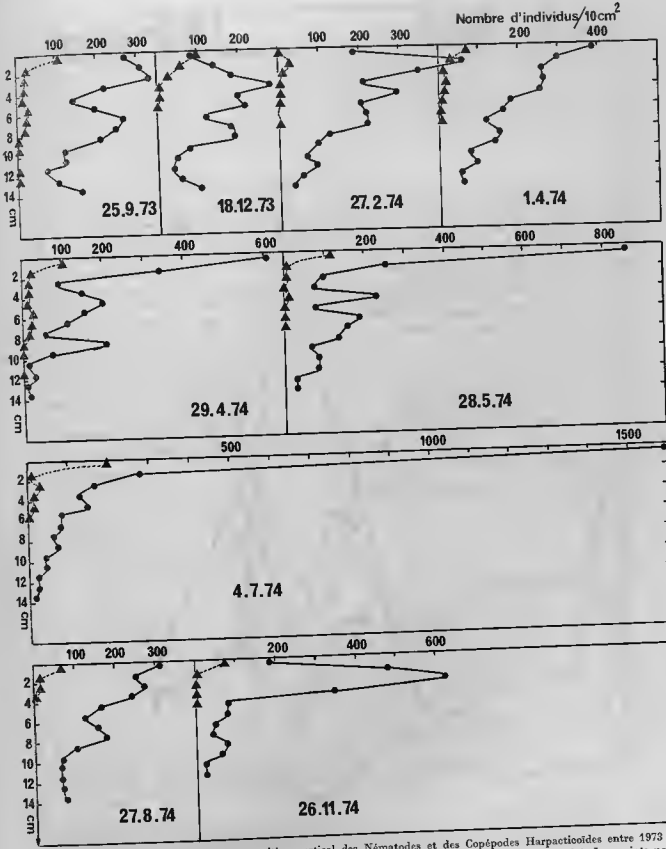

FIG. 15. — Évolution du profil de répartition vertical des Nématodes et des Copépodes Harpacticoïdes entre 1973 et novembre 1974. Le peuplement se concentre à la surface du sédiment au printemps et en été. Les points noirs correspondent aux comptages de Nématodes et les triangles à ceux de Copépodes.

Source : MNHN, Paris

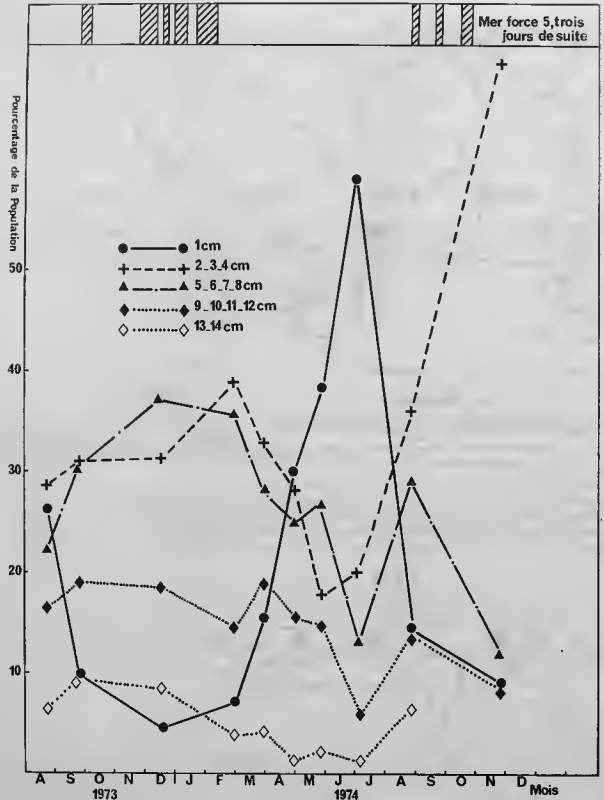

FIG. 16. — Évolution du pourcentage de Nématodes comptés à différents niveaux de la colonne de sédiment entre août 1973 et septembre 1974 (les bandes hachurées, au sommet de la figure correspondent aux périodes de forte agitation hydrodynamique, soit un état de la mer dépassant force 5 Beaufort pendant plus de trois jours consécutifs).

Source MNHN, Paris

Cet aperçu saisonnier de la répartition verticale des Nématodes a été confirmé par les prélèvements mensuels réalisés en 1974. La figure 15 montre l'évolution verticale du nombre d'individus/10 cm³ aux différentes strates de la colonne de sédiment. Malgré la variabilité des densités à un niveau particulier, le premier centimètre du sédiment apparaît toujours beaucoup plus peuplé en avril et août. L'enfoncement hivernal de la zone de densité maximale, puis sa remontée printanière, se font très progressivement. La figure 16 souligne l'importance du phénomène si l'on considère le pourcentage de la population totale localisée dans les différentes strates. Une stabilité relative des pourcentages n'apparaît qu'à partir de 9 centimètres de profondeur.

Comparaison avec la répartition verticale des Copépodes

La majorité des Copépodes Harpacticoïdes vit dans la couche superficielle du sédiment (35 à 48 % de la population dans le premier centimètre selon les saisons). Le pourcentage à ce niveau (Figure 17) est cependant nettement plus élevé au printemps qu'en hiver. Par contre, la profondeur de pénétration, limitée à 5 et 7 centimètres en automne et au printemps, atteint onze centimètres en hiver et paradoxalement en été 1973. Dans les sables de la Pierre Noire, la profondeur de pénétration des formes endopsammiques de Copépodes à corps vermiforme est particulièrement importante par rapport à ce qui est observé dans d'autres biotopes. Il est par ailleurs frappant qu'une forte pénétration des Copépodes se maintienne en août et septembre 1973 avec même une proportion plus importante d'individus, en dessous de deux centimètres, qu'en mars 1972. Il apparaît nettement que si la plus forte densité du début de l'été est due à un développement des individus en surface, la profondeur de pénétration peut être assez variable durant cette période. Dinet (1972), dans un sable fin sublittoral de la région de Marseille, signale deux périodes dans le cycle annuel des Copépodes : une période froide (novembre à avril) pendant laquelle un assez grand nombre d'individus se trouvent en dessous du premier centimètre et une période chaude (mai à septembre) pendant laquelle la quasi-totalité des Copépodes est récoltée dans le premier centimètre du sédiment. Le brutal passage d'une période à l'autre s'opère sans transition en quelques semaines.

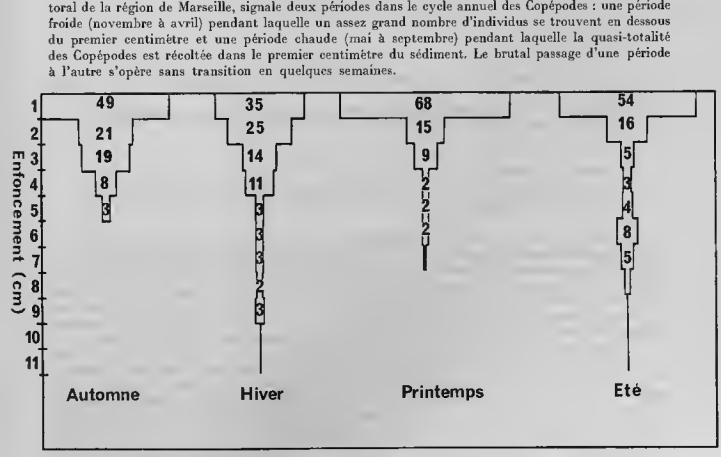

Fig. 17. — Pourcentage moyen de Copépodes Harpacticoïdes comptés, aux quatre saisons caractéristiques, dans chaque strate de un centimètre. Les Copépodes sont plus abondants en surface au printemps et en été.

Source : MNHN, Paris

2. *Répartition verticale des espèces de Nématodes*

Sachant que les densités des Nématodes sont variables dans la colonne de sédiment, suivant le niveau considéré et suivant la saison, il est important de déterminer si cette stratification affecte uniformément les espèces ou si chacune d'elles occupe un niveau privilégié.

Les données relatives à la répartition verticale des espèces dans la colonne de sédiment ont été regroupées dans une matrice de similitude à p lignes (tranches de 1 cm) et n colonnes (prélèvements) selon la technique exposée par Daget (1976) p. 111. Les coefficients de similitude des prélèvements ont été calculés en exprimant en pourcentage les abondances des espèces ou taxons trouvés dans chaque centimètre de la colonne de sédiment. Les formes des courbes relatives déterminées sont comparées deux à deux en tenant compte de l'ordre des valeurs. Le coefficient de similitude

$$C = 1 - \Sigma \frac{(xi - yi)}{200}$$

est compris entre 0 et 1. La similitude est parfaite lorsque $\Sigma (xi - yi) = 0$, c'est-à-dire que les courbes sont confondues.

Les valeurs des coefficients de similitude sont ensuite projetées dans un espace à deux dimensions appelé dendrogramme qui permet de séparer les groupes ou sous-groupes de répartitions. La séparation de ceux-ci est fonction de l'algorithme choisi. La valeur minimum du coefficient de similitude a été retenue pour établir le niveau de liaison entre deux groupements.

Types de répartition verticale

Les différents dendrogrammes saisonniers obtenus séparent des groupes d'espèces, à profils de répartition voisins.

En automne, trois groupes principaux peuvent être distingués entre les niveaux 4 % et 24 %, deux d'entre eux se subdivisant entre 24 et 33 %, c'est-à-dire :

- espèces de surface avec ou sans pénétration verticale ;
- espèces de profondeur ;
- espèces à forte dispersion verticale dont l'abondance maximale est située en surface ou entre 4 et 7 centimètres.

En hiver, la même structure se retrouve mais la distinction entre espèces de surface et espèces à forte dispersion verticale est moins nette (niveau 11 %). Les espèces dominant dans le premier centimètre sont peu nombreuses. *Mesotheristus hirsutus* présente une faible extension verticale alors que *Pomponema multipapillatum* et *Lauratonemoides originalis* ont une extension verticale plus prononcée. Du fait de la meilleure oxygénation et de l'hydrodynamisme, elles peuplent la sub-surface (deuxième centimètre). Les espèces à forte pénétration verticale se divisent au niveau de similitude 31 % en espèces à densité maximale dans le troisième ou le quatrième centimètre et en espèces plus profondes.

Au printemps, deux groupes seulement dominent jusqu'au niveau de similitude 24 %. Ils sont respectivement constitués d'espèces de surface et d'espèces à forte pénétration verticale. Le premier groupe se divise au niveau de similitude 35 % en espèces confinées dans la couche superficielle du sédiment et en espèces dominantes dans le premier centimètre, mais capables de pénétrer en profondeur. Le deuxième groupe se sépare au niveau de similitude 24 % en espèces profondes et en espèces à forte pénétration dont la densité maximale se situe en sub-surface (deuxième ou troisième centimètre).

En été, quatre groupes se distinguent dès le niveau de similitude 4 % soit des espèces de surface à pénétration limitée, des espèces de surface à forte pénétration verticale, des espèces profondes et des espèces de sub-surface, rares dans le premier centimètre.

Source : MNHN, Paris

Espèces de surface

06 *Actinonema celtica*
08 *Rhynchonema ceramotos*
11 *Viscosia franzii*
12 *Ixonema sordidum*
13 *Tricoma steineri*
15 *Anticoma ecotronis*
24 *Desmodora pontica*
26 *Pomponema multipapillatum*
27 *Desmodorella tenuispiculum*
35 *Lauratonemoides originalis*
38 *Epacanthion galeatum*
39 *Mesotheristus hirsutus*
40 *Chromadorita mucrocaudata*

Espèces de sub-surface

10 *Rhynchonema megamphidum*
18 *Leptolaimus tripapillatus*
29 *Halalaimus capitulatus*
31 *Paramicrolaimus sp.*
33 *Tricoma sp. (70)*
36 *Paracyatholaimoides asymetricus*

Espèces à forte pénétration

02 *Microlaimus conspicuus*
03 *Chromaspirina renaudae*
05 *Prochromadorella ditlevseni*
07 *Dichromadora cucullata*
09 *Microlaimus sp. 5*
14 *Theristus bastiani*
16 *Sabatieria celtica*
17 *Paralleloicoilas dollfusi*
19 *Monoposthia mirabilis*
20 *Xyala riemani*
21 *Pterygonema cambriensis*
22 *Paracyatholaimus occultus*
23 *Eubostrichus sp.*
25 *Neochromadora poramunita*
32 *Hypodontolaimus ponticus*

Espèces de profondeur

01 *Richtersia kreisi*
04 *Cylindrotheristus divertens*
28 *Leptonemella granulosa*
30 *Scaptrella cincta*
34 *Microlaimus sp. 6*
37 *Meylia alata*

TABLEAU 14. — Groupes d'espèces à répartition comparable isolés par les dendrogrammes de similitude.

Source : MNHN, Paris

Le niveau de similitude entre les répartitions des groupes d'espèces est donc variable selon les saisons. C'est en été que les groupes se séparent au niveau de similitude le plus bas (0 %) et donc que les espèces présentent les répartitions verticales les plus différenciées, et c'est au printemps qu'ils présentent la répartition verticale la moins différenciée puisque deux des groupes s'individualisent au niveau de similitude 24 % et les deux autres au niveau 35 %.

Ayant déterminé les types de répartition verticale en fonction des saisons, il importe de savoir si les groupes déterminés renferment les mêmes espèces. En adoptant la coupure au niveau de similitude empirique 32 % qui fournit la meilleure représentation aux quatre saisons, il apparaît qu'un certain nombre d'espèces présentent toujours le même type de répartition, quelle que soit la saison, et donc que leur exigence vis-à-vis des conditions de milieu (préférendum) est stricte. D'autres présentent des localisations plus variables qui cependant reflètent leur dépendance vis-à-vis des conditions d'oxygénation puisqu'elles se séparent en espèces profondes ou de surface. La synthèse des quatre dendrogrammes permet de distinguer les groupes d'espèces regroupés dans le tableau 14. Par rapport aux trois groupes de répartition reconnus dans un précédent travail (Boucher, 1972), cette classification souligne l'importance des espèces de sub-surface (rares dans le premier centimètre, mais présentant une faible pénétration) qui semblent avoir besoin pour se développer des conditions d'oxygénation de surface mais qu'un facteur limitant, qui peut d'ailleurs être variable, n'autorise pas à dominer en surface.

Caractéristiques de la répartition verticale

Une autre manière d'analyser la répartition verticale de chacune des espèces peut être de considérer leur abondance (N), le nombre de tranches dans lesquelles elles sont présentes (n). Les relations d'abondance entre chacune des strates peuvent alors être caractérisées par la notion de diversité selon Shannon, bien que ce coefficient ne tienne pas compte de l'ordre des strates. Le niveau dans la colonne de sédiment sera défini par la position du centre de gravité de la distribution.

Caractéristiques testées	Valeurs	Novembre A	Mars B	Mai C	Août D
Abondance/ Dispersion verticale	W	0.642	0.590	0.578	0.718
	χ^2	20.54	18.89	18.48	22.97
Dispersion verticale/ Centre de gravité	W	0.977	0.914	0.755	0.661
	χ^2	31.25*	29.25*	24.15	21.15
Abondance/ Centre de gravité	W	0.639	0.576	0.629	0.473
	χ^2	20.45	18.43	20.13	15.13
Abondance/ H. observé	W	0.630	0.517	0.468	0.696
	χ^2	20.09	16.53	14.98	22.28
Centre de gravité/ H. observé	W	0.827	0.858	0.839	0.664
	χ^2	26.30*	27.47*	26.85*	21.25
Abondance Centre de gravité/ H. observé	W	0.600	0.535	0.810	0.483
	χ^2	28.88*	25.66	38.88*	23.16

Tableau 15. — Valeurs des coefficients de concordance de rang W et du χ^2 aux quatre saisons, obtenues en ordonnant les valeurs de l'abondance, de la dispersion verticale, du centre de gravité et de l'indice vertical de Shannon. Valeur du χ^2_{18} (à $p < 0.05$) = 26.296*.

Source MNHN, Paris

Existe-t-il une relation entre l'abondance des espèces les plus dominantes, leur dispersion verticale (nombre de centimètres occupés dans la colonne de sédiment), la position de leur centre de gravité ou valeur de leur indice de diversité verticale (SHANNON), de même qu'entre dispersion verticale et centre de gravité ? Les valeurs de coefficients de concordance de rang de KENDALL des valeurs correspondant aux 17 espèces dominantes ont été calculées pour chacune de ces caractéristiques. La concordance est testée par le χ^2, pour un degré de liberté de 16, à $p < 0.05$ (tableau 15).

Il existe une concordance de rang entre la position du centre de gravité des espèces et la valeur de l'indice de répartition verticale de SHANNON en novembre, mars et mai, mais pas en août. C'est-à-dire que pour ces trois saisons, la position du centre de gravité spécifique est d'autant plus basse que la répartition verticale est équilibrée et étendue. Une concordance de rang existe d'ailleurs aussi entre la dispersion et la position du centre de gravité en novembre et mars, ce qui signifie que les espèces les plus profondes ont la plus grande dispersion verticale. En d'autres termes (parmi les espèces dominantes), les espèces dont le centre de gravité est bas, occupent la plus grande partie de la colonne de sédiment, c'est-à-dire qu'elles sont aussi capables de vivre en surface, alors que celles de surface sont limitées à la couche superficielle. Il n'existe pas de concordance de rang entre abondance et dispersion verticale, abondance et centre de gravité, abondance et indice vertical de SHANNON. L'hypothèse de WIESER (1960), selon laquelle les espèces dominantes d'un peuplement sont le plus souvent celles dont la répartition verticale est la plus forte, ne peut donc être considérée comme une règle générale.

Variations saisonnières de la répartition verticale spécifique

Pour mettre en évidence un effet saisonnier global éventuel sur les positions des centres de gravité et sur l'indice de répartition vertical de SHANNON des 17 espèces les plus dominantes, une analyse de variance de FRIEDMAN a été réalisée sur les valeurs moyennes saisonnières. Les valeurs observées du χ^2_3 (28.50 pour les centres de gravité, 24.72 pour l'indice de diversité verticale) sont nettement supérieures à celles de la table, à $p < 0.001$. Les classements n'appartiennent donc pas à la même population. L'effet de la saison est donc particulièrement sensible sur la position du centre de gravité et sur l'extension verticale (Indice de SHANNON) des 17 espèces dominantes.

Cependant pour postuler une variation saisonnière de ces centres de gravité et de la distribution verticale (H. SHANNON) encore faut-il être sûr qu'à une saison donnée, le prélèvement unitaire n'influe pas sur ces deux caractéristiques. L'analyse de FRIEDMAN a été réalisée à chaque saison sur les trois prélèvements unitaires (Tableau 16).

Les prélèvements d'hiver et à un moindre degré ceux du printemps présentent donc des variations significatives, à $p < 0.05$, de la position des centres de gravité selon les prélèvements simultanés. Ce phénomène est dû au fait que l'enfoncement hivernal de la faune est plus ou moins prononcé et que, de ce fait, les densités de surface peuvent être très variables. De même, au printemps, le bloom de surface est plus ou moins prononcé.

Saisons	Centre de gravité	Diversité verticale
Automne	5.647	0.118
Hiver	25.529*	0.118
Printemps	7.147*	5.382
Été	0.794	8.586*

TABLEAU 16. — Niveau de signification des variations intra-saisonnières des centres de gravité spécifique et de leur diversité de répartition verticale, testé par le χ^2_3 après analyse de variance de FRIEDMAN (χ^2_3 à $p < 0.05 = 5.991$*).

Source : MNHN, Paris

En ce qui concerne l'indice de répartition verticale, une variation saisonnière à $p < 0.05$ n'a pu être mise en évidence qu'en août seulement. Elle signifie que l'étendue de la répartition verticale est variable durant l'été.

Il est intéressant de savoir si ces caractéristiques varient globalement en fonction des saisons. En effet, si par exemple les houles hivernales remettent en suspension une partie de la colonne de sédiment, il est probable que l'on assistera à une homogénéisation du niveau des centres de gravité et, à densité égale, à une augmentation de la diversité verticale du fait de la dispersion égale des individus dans chacune des strates de la colonne sédimentaire. A cet effet, la variation des distributions des centres de gravité et des indices de diversité verticale $V\,\% = \frac{100 \times \sigma}{\overline{X}}$ ont été calculées à partir de σ = écart-type et $\overline{X}$ = moyenne de la distribution. Le test ordinal de Kruskal-Wallis a été appliqué sur ces valeurs (tableau 17). Pour les centres de gravité, la valeur du $X^2_3 = 10.385$ est supérieure à celle des tables à $p < 0.02$, ce qui signifie qu'il existe un effet marqué de la saison sur la dispersion des centres de gravité, la dispersion étant nettement plus faible en hiver et partiellement en automne

A	Automne		Hiver		Printemps		Été	
1	52.67	4	32.58	1	95.67	10	85.08	9
2	53.56	5	41.87	2	110.05	12	80.67	8
3	73.39	6	48.26	3	107.59	11	79.64	7
Σ R		15		6		33		24

$$\chi^2_3 = \frac{12}{12 \times 13}\,\frac{(15)^2 + (6)^2 + (33)^2 + 24^2}{3} - 3\,(12 + 1) = 10.385^*.\ \chi^2_3 \text{ à } p < 0.05 = 7.82$$

B	Automne		Hiver		Printemps		Été	
1	33.09	7	21.75	2	53.32	11	42.63	9
2	20.03	1	24.05	3	47.21	10	30.25	4
3	32.81	5	34.01	8	72.42	12	33.05	6
Σ R		13		13		33		19

$$\chi^2_3 = \frac{12}{12 \times 13}\,\frac{(13)^2 + (13^2) + (33)^2 + (19)^2}{3} - 3\,(12 + 1) = 6.846.\ \chi^2_3 \text{ à } p < 0.05 = 7.82$$

Tableau 17. — Variations de distribution des centres de gravité (A) et des distributions d'indice de diversité verticale (B) testées par le test de Kruskal-Wallis.

La variation des distributions des centres de gravité change significativement selon les saisons mais celle des indices de diversité verticale ne change pas significativement.

Source : MNHN, Paris

et la plus forte au printemps. Il est donc probable que l'hydrodynamisme automnal et surtout hivernal favorise une homogénéisation des centres de gravité.

Le même test appliqué à la diversité verticale ne montre pas d'effet de la saison significatif à $p < 0.05$ sur sa dispersion, ce qui signifie que les espèces n'occupent proportionnellement pas une hauteur plus forte dans la colonne sédimentaire ou ne sont pas représentées par une densité plus importante à un niveau donné, quelles que soient les saisons.

Sachant que les facteurs saisonniers sont responsables de la position du centre de gravité et la valeur de la diversité verticale de l'ensemble des 17 espèces les plus dominantes, il est intéressant de connaître les espèces les plus affectées.

Le test de Kruskal-Wallis a été appliqué aux 17 espèces dominantes pour déterminer si les variations de l'indice vertical selon Shannon, à une saison donnée, étaient supérieures ou non aux variations intersaisonnières. Sept des 17 espèces présentent une variation intersaisonnière significative à $p < 0.05$ (espèces n° 4 *Cylindrotheristus divertens*, n° 5 *Prochromadorella ditlevseni*, n° 6 *Actinonema celtica*, n° 7, *Dichromadora cucullata*, n° 9 *Microlaimus sp.* 5, n° 13 *Tricoma steineri*, n° 14 *Theristus bastiani*) par le test du χ^2 pour un degré de liberté de 3 (χ^2_3 ($p < 0.05$) = 7.815) c'est-à-dire que la répartition verticale de ces espèces un jour donné est plus homogène qu'aux différentes saisons. Cette tendance est essentiellement due au fait que les valeurs de la diversité verticale sont nettement plus faibles au printemps du fait d'un enfoncement modéré de la faune.

Le même test, appliqué aux centres de gravité, indique que sept espèces présentent des variations intersaisonnières significatives des centres de gravité à $p < 0.05$ (espèce n° 2 *Microlaimus conspicuus*, n° 4 *Cylindrotheristus divertens*, n° 5 *Prochromadorella ditlevseni*, n° 9 *Microlaimus sp. 5*, n° 12 *Ixonema sordidum*, n° 13 *Tricoma steineri* et n° 14 *Theristus bastiani*).

Si l'on compare les résultats des deux tests, cinq espèces (4, 5, 9, 13 et 14) sur les 17 testées, présentent à la fois une variation intersaisonnière du centre de gravité et de la diversité verticale. Elles suivent donc strictement l'évolution saisonnière des gradients physico-chimiques et biotiques.

3. *État de maturité du peuplement dans la colonne de sédiment*

Dans le chapitre précédent, l'état de maturité du peuplement aux différentes saisons a été envisagé. Il est maintenant intéressant de savoir s'il existe une tendance dans la répartition verticale des juvéniles par rapport aux adultes. Pour chacune des saisons des tables de contingence (2×11) ont été établies en retenant deux cohortes (adultes et juvéniles), et onze centimètres de répartition verticale, puis elles ont été testées par χ^2 (Tableau 18). Le test n'est pas significatif à $p < 0.05$ en novembre, c'est-à-dire que l'association entre les deux classifications n'est pas significative et que l'hypothèse Ho = les proportions des cohortes sont les mêmes aux différentes strates de la colonne de sédiment est possible. En mars, mai et août, au contraire, le test est significatif à $p < 0.05$ et les proportions des deux cohortes ne sont pas les mêmes aux différents niveaux de la colonne de sédiment. En mars, les proportions de juvéniles (1 à 4 centimètres) sont plus faibles en surface qu'elles ne devraient l'être. Elles sont plus fortes en profondeur (5 à 11 cm), c'est-à-dire qu'il est probable que la reproduction a plutôt lieu en profondeur, où le sédiment n'est pas perturbé par l'hydrodynamisme. En mai, dans les deux premiers centimètres et en profondeur (10 et 11 centimètres), le nombre de juvéniles est toujours plus faible qu'il ne devrait l'être. Dans la couche moyenne (3 à 9 centimètres), il est plus fort, c'est-à-dire que la reproduction s'effectue de préférence dans la couche moyenne. Enfin, en août, bien que le χ^2 soit significatif, la tendance de répartition est moins nette. Le nombre de juvéniles en profondeur est plus important (8 à 11 centimètres) que prévu, mais en surface aucune tendance ne peut être discernée. Il est donc remarquable de constater que lorsque la tendance de répartition verticale des juvéniles est significative, ceux-ci sont généralement plus nombreux dans les couches profondes et moyennes du sédiment.

Source : MNHN, Paris

	Novembre					Mars				
	adultes		juvéniles			adultes		juvéniles		
	nbre observé	nbre théorique	nbre observé	nbre théorique	total observé	nbre observé	nbre théorique	nbre observé	nbre théorique	total observé
1	140	146,33	257	250,67	397	55	46,31	62	70,69	117
2	135	116,84	182	200,16	317	108	86,68	111	132,32	219
3	133	132,69	227	227,31	360	119	104,88	146	160,12	265
4	118	108,36	176	185,64	294	123	117,55	174	179,45	297
5	89	92,88	163	159,12	252	93	96,57	151	147,43	244
6	51	67,82	133	116,18	184	100	101,32	156	154,68	256
7	71	68,19	114	116,81	185	110	116,36	184	177,64	294
8	40	41,65	73	71,35	113	66	80,74	138	123,26	204
9	30	35,38	66	60,62	96	54	67,68	117	103,32	171
10	37	32,80	52	56,20	89	36	39,18	63	59,82	99
11	24	25,06	44	42,94	68	38	44,72	75	68,28	113
T	868		1 487		2 355	902		1 377		2 279
χ^2 obs.		15,63					26,89			

	Mai					Août				
	adultes		juvéniles			adultes		juvéniles		
	nbre observé	nbre théorique	nbre observé	nbre théorique	total observé	nbre observé	nbre théorique	nbre observé	nbre théorique	total observé
	605	556,78	956	1 004,22	1 561	271	263,72	436	443,28	707
	265	231,13	383	416,87	648	188	190,98	324	321,02	512
	114	120,91	225	218,09	339	110	84,30	116	140,71	226
	60	60,99	111	110,01	171	76	71,99	117	121,01	193
	49	78,11	170	140,89	219	53	60,06	108	100,94	161
	47	58,14	116	104,86	163	53	66,40	125	111,60	178
	70	99,16	208	178,84	278	59	56,70	93	95,30	152
	39	50,29	102	90,71	141	60	66,40	118	111,60	178
	25	29,25	57	52,75	82	59	60,43	103	101,57	162
	27	20,69	31	37,31	58	43	49,24	89	82,76	132
	23	18,55	29	33,45	52	37	38,79	67	65,21	104
	1 324		2 388		3 712	1 009		1 696		2 705
χ^2 obs.			57,90					21,46		

Tableau 18. — Tableau de contingence 2 × 11 permettant de tester l'hypothèse Ho = les proportions des deux cohortes (Adultes et Juvéniles) sont les mêmes aux différentes strates de la colonne de sédiment. La valeur théorique du χ^2, pour un degré de liberté de 10, en dessous de laquelle l'hypothèse Ho est vérifiée à $p < 0.05$, est de 18.31.

Source MNHN, Paris

4. *Répartition verticale et diversité*

Le nombre d'individus, le nombre et l'abondance des différentes espèces à chacun des niveaux de la colonne de sédiment sont variables d'un prélèvement à l'autre. Il est donc nécessaire d'analyser l'évolution verticale du peuplement en terme de diversité de SHANNON dont les deux composantes, l'équitabilité (J) et la richesse en espèces (SR), ont été calculées sur les espèces représentant 75 % du peuplement. L'indice de SHANNON peut être utilisé, sur cet échantillonnage partiel du peuplement, puisqu'il est peu affecté par les espèces rares. Il apparaît nettement que la courbe de distribution verticale des indices de SHANNON présente une évolution saisonnière (Figure 18). Les répartitions d'automne et d'hiver sont comparables avec une diversité maximale vers le troisième centimètre, qui décroît progressivement en profondeur. Les répartitions de l'indice de diversité (H), de printemps et d'été, présentent la même forme générale avec un maximum de subsurface, un minimum entre le septième et le neuvième centimètre et un deuxième maximum vers le dixième à onzième centimètre. Les variations sont cependant beaucoup plus marquées au printemps où le minimum observé dans la zone intermédiaire chute en-dessous de 2 bits. La richesse en espèces ($SR = \frac{S-1}{\log N}$) est maximale dans le deuxième et le troisième centimètre quelle que soit la saison. Elle décroît progressivement en profondeur.

L'équitabilité reste du même ordre de grandeur sur toute la hauteur de la colonne de sédiment

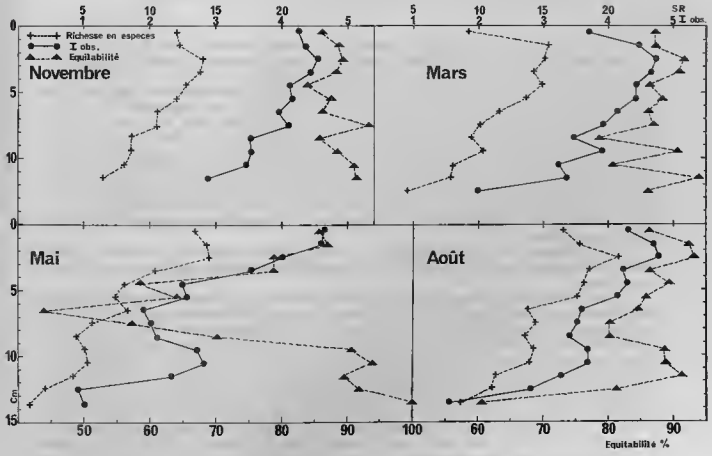

FIG. 18. — Évolution saisonnière verticale de la richesse en espèces (SR), de l'indice de diversité de SHANNON et de l'équitabilité de PIELOU des 41 premières espèces de Nématodes du peuplement.

Source : MNHN, Paris

en automne et en hiver (86 à 88 %). Par contre, dans les prélèvements de printemps et d'été, elle chute fortement dans les couches moyennes de la colonne (44 % au printemps et 80 % en été). Cette tendance est due, en mai, à l'extrême dominance dans le septième centimètre d'une seule espèce *Richtersia kreisi* (137 sur 191 individus déterminés) et en août, dans le neuvième centimètre, de trois espèces, *Cylindrotheristus divertens* (33 individus), *Prochromadorella ditlevseni* (22 individus) et *Richtersia kreisi* (15 individus), soit 70 sur 125 individus déterminés.

Quelle que soit la saison considérée, la corrélation (Spearman) entre diversité et richesse en espèces est significative à $p < 0.05$, si ce n'est 0.01, pour $n = 12$ (centimètres). Par contre, celle entre diversité et richesse en espèces n'est faiblement significative (à $p < 0.05$) qu'en mai et août (Tableau 19).

S r	Novembre	Mars	Mai	Août
H/J	— 0.15	0.39	0.59 *	0.55 *
H/SR	0.95 **	0.95 **	0.61 *	0.87 **

Tableau 19. — Valeurs des coefficients de corrélation de Spearman calculées aux quatre saisons entre la diversité et l'équitabilité et entre la diversité et la richesse en espèces.
(Sr * significatif à $p < 0.05$; Sr ** significatif à $p < 0.01$ pour $n = 12$ centimètres).

La richesse en espèces capables de pénétrer en profondeur dans la colonne de sédiment détermine donc toujours la valeur de la diversité verticale. Par contre, la hiérarchie d'abondance des espèces n'intervient sur la valeur de la diversité qu'au printemps et en été.

Toutes variations brutales des indices de diversité relatifs à des échantillons tirés d'un même peuplement échelonné dans l'espace (la colonne de sédiment) reflètent un changement de structure. Le peuplement peut donc être considéré comme nettement déséquilibré dans les couches moyennes du substrat en été et tout particulièrement au printemps. Il semble que celui-ci soit constitué de trois entités distinctes. Celles de surface et de profondeur sont respectivement caractérisées, soit par un nombre élevé de spécimens et d'espèces, soit par un nombre faible de spécimens et d'espèces dont les relations d'abondance sont équilibrées (équitabilité forte). La troisième, occupant les couches moyennes, est constituée d'un nombre moyen de spécimens et d'espèces mais dont les relations d'abondance sont fortement hiérarchisées du fait du développement explosif, en période printemps-été, de quelques espèces opportunistes.

Ces fluctuations des caractéristiques de la diversité dans la colonne d'un sédiment de granulométrie grossièrement uniforme montrent que la texture du substrat n'est pas dans ce cas le facteur déterminant.

Dans les couches moyennes du sédiment où la diversité chute essentiellement du fait d'une hiérarchisation plus marquée des abondances spécifiques, les conditions de milieu sont instables à cause des fluctuations du niveau de la couche d'oxydoréduction. Seules quelques espèces présentant la valence écophysiologique adaptée se développent de façon opportuniste. Ces espèces sont cependant aussi capables de vivre en surface ou plus en profondeur mais dans ce cas, elles entrent en compétition avec les autres espèces présentes et se comportent en espèces équilibrées. Au niveau de la subsurface (2 à 4 centimètres), les espèces sont nombreuses et peu hiérarchisées du fait de la stabilité temporelle des conditions favorables. Dans le premier centimètre, la légère diminution de la diversité est liée essentiellement à l'instabilité de l'hydrodynamisme ou à la bioturbation. Enfin, dans les couches profondes du sédiment, les conditions sont stables mais adverses (absence d'oxygène, H_2S, NH_3), ce qui permet le développement d'une faune comportant quelques espèces adaptées sans hiérarchisation de dominance très marquée.''

Source MNHN, Paris

Il convient donc de nuancer les conclusions de Ott (1972 *a*) qui met en évidence en milieu intertidal une faune de surface susceptible de varier sous l'influence des conditions de milieu variables, associée dans la colonne de sédiment à une faune de profondeur beaucoup plus stable dans l'espace et le temps.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE VI

DISCUSSION

La corrélation entre la composition faunistique des peuplements de Nématodes et la nature du substrat est bien établie, mais elle se limite généralement à individualiser des peuplements de biotopes sableux par rapport à des peuplements de biotopes vaseux.

Le peuplement de la Pierre Noire est caractérisé par un mélange d'espèces, généralement signalées dans les sables sublittoraux envasés, fins ou grossiers. Il est cependant difficile de retrouver dans

Sables fins sublittoraux	Nbre d'espèces total	Nbre d'espèces dominantes (75 % des individus)	Nbre d'espèces communes avec la Pierre Noire
Lorenzen, 1974			
NW Helgoland German Bight Médiane : 200 µ Sable fin	120	12	25
Juario, 1975			
W Helgoland German Bight Médiane : 84-103 µ Sable envasé	87	11	23
Tietjen, 1977			
Long Island Sound Médiane : 122-222 µ Sable fin	77	35	8
Présent travail Baie de Morlaix Médiane : 106-174 µ Sable fin	179	67	—

Tableau 20. — Nombre total d'espèces, nombre d'espèces dominantes et nombre d'espèces communes au peuplement de la Pierre Noire signalés dans les trois études de peuplement de nématodes sublittoraux de sables fins réalisées à ce jour.

Source MNHN, Paris

a littérature une liste faunistique présentant une composition et des dominances spécifiques voisines. A titre d'exemple, les caractéristiques des trois seules études de peuplement de sables fins sublittoraux réellement comparables sont fournies dans le tableau ci-après (Tableau 20).

Dans le meilleur des cas, le nombre d'espèces communes avec le peuplement de Pierre Noire n'est que de 25 %. Ces espèces sont :

— soit eurytopes (*Sabatieria celtica, Prochromadorella ditlevseni, Dichromadora cucullata, Chromadorita nana*) puisqu'elles sont signalées aussi bien dans les sables grossiers que dans les vases du German Bight ;

— soit vasicoles (*Microlaimus torosus, Microlaimus turgofrons*) ;

— soit sabulicoles (*Odontophora phalarata, Amphimonhystera ancchma, Amphimonhystera helgolandica, Paracyatholaimus occultus, Prochromadorella attenuata*) ;

— soit sténotopes (*Aegialoalaimus elegans, Cricolaimus elongatus, Cylindrotheristus fistulatus, Cyartonema zosterae, Theristus bastiani, Trichotheristus mirabilis, Xyala striata, Microlaimus conspicuus, Prochromadorella longicaudata, Epacanthion bütschlii, Mesacanthion diplechma, Trochamus minimus*).

Le premier travail fournissant un certain nombre d'espèces communes ou voisines est celui de Southern (1914) sur la côte Ouest de l'Irlande, dans la Clew Bay au large de l'Ile Crump, par fond de 50 mètres de sable et coquilles brisées. Les espèces communes sont : *Cricolaimus elongatus, Sabatieria celtica, Mesacanthion diplechma, Tricoma longirostris, T. brevirostris* et *T. polydesma*.

Dans le Kieler Bucht, Gerlach (1956), dans des sables récoltés par 12 à 26 mètres, signale un peuplement voisin avec, en particulier *Lauratonemoides originalis, Paracyatholaimus occultus, Nannolaimus volutus, N. fusus, Diplopeltula striata, Campylaimus lefevcrei* proche de *C. striatus, Coninckia circularis, Meylia alata, M. lissa* et *M. spinosa*. Gerlach (1958), de même que Wieser (1959 *a*), montrent que la composition faunistique des peuplements de Nématodes dépend essentiellement de la granulométrie, du mode et de la teneur en matière organique du sédiment mais ne peuvent réellement distinguer que l'habitat sableux de l'habitat vaseux. Ward (1973), en zone sublittorale, sépare six types principaux d'habitat selon la granulométrie mais indique aussi que les populations de Nématodes ne semblent pas être des entités bien définies car elles présentent tous les stades de transition. L'abondance relative des genres caractéristiques est influencée par des différences infimes des conditions d'environnement. Aucun des sous-groupes de genres isolés dans ce travail par analyse des coefficients de similitudes n'est d'ailleurs comparable au peuplement de la Pierre Noire.

Au large de Helgoland (German Bight), dans les sables fins, par 24 à 27 mètres de profondeur, Lorenzen (1974) décrit un peuplement très proche de celui de la Pierre Noire. Les espèces dominantes sont les mêmes, telles : *Prochromadorella ditlevseni* associée à *P. longicaudata* et *P. attenuata, Sabatieria celtica, Pomponema multipapillatum, Paracyatholaimus occultus, Neochromadora munita* proche de *N. paramunita* trouvée en Manche, *Dichromadora cucullata, Chromadorita nana, Actinonema pachydermatum* proche de *A. celtica, Richtersia inaequalis* faiblement représentée en Manche mais très proche de *R. kreisi*, plusieurs *Microlaimus* dont *M. conspicuus, M. torosus, M. turgofrons, Ixonema sordidum, Desmodora pontica, Desmodorella tenuispiculum, Trichotheristus mirabilis, Theristus bastiani, Cyartonema zosterae, Rhynchonema megamphidum, Mesotheristus hirsutus, Amphimonhystera helgolandica, A. anechma*, plusieurs *Odontophora* dont *O. ornata, O. phalarata, O. rectangulata, Cricolaimus elongatus, Axonolaimus helgolandicus*.

Juario (1975), dans des sables sublittoraux du German Bight, distingue un sable grossier dominé par *Prochromadorella attenuata, Chromadorita obliqua* et *Monhystera sp.*, un sable fin dominé par *Sabatieria celtica, Metadesmolaimus heteroditus* et *Paracanthonchus caecus*, un sable vaseux dominé par *Microlaimus turgofrons, Sabatieria pulchra* et *Microlaimus torosus* et enfin une vase caractérisée par *Sabatieria pulchra, Desmolaimus aff. bulbulus* et *Terschellingia langicaudata*. Il souligne de la même façon, en analysant les listes faunistiques établies par Lorenzen (1974) dans des biotopes proches que le degré de dominance est influencé par des différences minimes de la composition du sédiment, d'où la difficulté de délimiter, surtout en milieu sableux, de véritables peuplements.

Source : MNHN, Paris

Sans qu'il soit possible de comparer directement l'ensemble de la liste faunistique ni les dominances, le meilleur point de comparaison à cette étude est fourni dans les deux études signalées précédemment. Un ensemble de genres constitué d'espèces identiques ou vicariantes caractérise les sables fins sublittoraux. Certains faciès de ce substrat sont dominés par le genre *Richtersia* (Ward, 1973; stations 24, 25, 30 et 32 de Lorenzen). Il semble que deux espèces vicariantes existent : *R. inaequalis* en mer du Nord et *R. kreisi* en Manche occidentale dominant largement la première espèce. Ce type de peuplement est constitué d'un groupe d'espèces associées avec des dominances variables. Plusieurs espèces de *Microlaimus* dominent dans le peuplement (*M. turgofrons*, *M. torosus*, *M. honestus*, *M. dentatus*, *M. conspicuus*) avec des abondances plus ou moins fortes. La variabilité et la similitude des caractères taxonomiques de ces espèces rendant problématique la détermination de leurs juvéniles, il est bon d'attacher une valeur relative aux évaluations d'abondances. Des espèces généralement abondantes telles que *Sabatieria celtica*, *Prochromadorella ditlevseni*, *Prochromadorella attenuata*, *Paracanthonchus caecus* (rare à la Pierre Noire), *Dichromadora cucullata*, *Chromadorida nana* (rare à la Pierre Noire), *Theristus bastiani*, sont associées, la plupart d'entre elles étant considérées comme eurytopes par Juario (1975).

Les sables de la Pierre Noire se différencient des autres biotopes étudiés (Tableau 20) par l'absence totale de deux espèces à affinités vasicoles : *Sabatiera pulchra* (dominante dans le Sound de Long Island et rare au Nord d'Helgoland et de *Dorylaimapsis metatypicus* (abondante dans le Sound de Long Island).

Dans l'état des connaissances actuelles sur les peuplements de Nématodes des sables fins sublittoraux, il est donc difficile de caractériser ce type de communauté par la composition faunistique et surtout par la dominance relative des espèces. Les différences inévitables, même mineures, entre les granulométries, les flux de matière organique, les fluctuations physico-chimiques ou l'hydrodynamisme, observées dans les quelques milieux connus, suffisent à modifier profondément la composition des peuplements. Ceux-ci semblent être constitués par un mélange d'espèces, présentant chacune une adaptation particulière à une niche écologique donnée et dont les rapports se modifient en fonction des conditions locales. Cette variabilité, selon les biotopes étudiés, ne permet pas de définir aussi nettement des communautés parallèles au sens de Thorson (1957), comme il avait été possible de le faire dans les vases sublittorales (Boucher, 1974) soumises à des conditions de sédimentation plus uniformes.

De nombreuses études ont été consacrées, depuis une dizaine d'années, aux variations saisonnières de la méiofaune dans les sédiments marins. La plupart d'entre elles ont conclu à l'existence d'un maximum de densité des organismes au printemps-été et d'un minimum en hiver. Ces variations d'abondance sont d'autant plus importantes que les conditions saisonnières ambiantes sont plus variables comme le soulignent les travaux de Soyer (1974) ou de McIntyre & Murison (1973).

Dans les zones d'estran ou dans les estuaires, soumis à des fluctuations climatiques, des cycles très marqués ont été mis en évidence par Smidt (1951), Wieser & Kanwisher (1960), Hopper & Meyers (1967 *b*), Schmidt (1968, 1969, 1972 *a* et *b*), Tietjen (1969), Skoolmun & Gerlach (1971), Harris (1972 *a*), Nyholm & Olsson (1973), Clasing (1976).

Dans les zones sublittorales, soumises à des conditions plus amorties, l'existence d'un cycle saisonnier est souvent difficile à démontrer ainsi que l'attestent les résultats de McIntyre (1964), Warwick & Buchanan (1970), McIntyre & Murison (1973).

Pour beaucoup d'auteurs, le facteur essentiel intervenant sur la densité est la température ambiante. Une nette corrélation des densités avec le cycle thermique a pu être mise en évidence surtout pour les Copépodes Harpacticoïdes, notamment par Bacesco & coll. (1965) en mer Noire, Perkins (1958) & Harris (op. *cit.*) sur une plage du Kent, Schmidt (1968) à Sylt, Coull (1970) aux Bermudes, Arlt (1973) en Baltique, Soyer (op. *cit.*) et De Bovee & Soyer (1974), Nodot (1978) en Méditerranée. Cet effet semble dû à l'augmentation du pouvoir reproducteur des espèces avec l'élévation de la température particulièrement chez les Copépodes, comme l'ont montré Barnett (1968), Muus (1967), Heip & Smol (1976), mais aussi chez les Nématodes, ainsi que l'indiquent Gerlach & Schrage (1971 et 1972), Tietjen & Lee (1972, 1977), Hopper & coll. (1973).

Cependant, dans de nombreux cas, la corrélation des densités avec la température n'a pu être montrée aussi bien pour les Copépodes que pour les Nématodes. Barnett (1968) signale des densités

Source MNHN, Paris

maximales de Copépodes en mars dans deux stations et en avril dans une station de vase d'estuaire alors que la température est minimale. Matthews (1964), par 220 mètres de profondeur, dans un fjord norvégien dont les eaux présentent de faibles variations thermiques montre une activité reproductrice des Copépodes en hiver. Dinet (1972) dans des sables sublittoraux met en évidence une densité maximum des copépodes Harpacticoïdes, en automne et en hiver, lorsque la température est la plus basse. Il explique ce phénomène par une augmentation de l'espace vital oxygéné lié à la turbulence hivernale des eaux. Pour les Nématodes, Smidt (1951) trouve aussi un maximum de densité en hiver. Hopper & Meyers (1967 *a*) et Meyers & coll. (1970) montrent que les Nématodes des herbiers sont nettement plus abondants d'octobre à mars que d'avril à septembre.

Les études du cycle de différentes espèces de Nématodes réalisées dans des conditions naturelles, Wieser & Kanwisher (1960), Hopper & Meyers (1967 *b*), Tietjen (1969), Meyers & coll. (1970), Skoolmun & Gerlach (1971), Moller, Brenning & Arlt (1976) montrent que des densités maximales peuvent apparaître à toutes les périodes de l'année, quelle que soit la température...

D'autres facteurs que la température pourraient donc avoir une grande importance. En règle générale, c'est au printemps que la quantité de nourriture disponible pour la méiofaune dans les sédiments augmente ou du moins change. La densité bactérienne dans les sédiments la plupart du temps est beaucoup plus forte l'été et l'automne qu'en hiver ainsi que l'ont montré Westheide (1968) ; Hickel (1969) ; Anderson & Meadows (1969) ; Rheinheimer & Kullmann (1972) ; Bianchi (1973) ; Pugh & coll. (1974). Il en est de même pour la sédimentation ainsi que l'atteste le travail de Stephens & coll. (1967) ou pour la production primaire dans le sédiment qui est maximum au printemps selon Davies (1975) ; Steele & Baird (1968) ; Hopper & Meyers (1967) ; Boucher (1975). Tietjen (1969) dans un estuaire, Boucher (1972) dans une vase sublittorale soulignent l'influence des changements de la nourriture sur la structure des populations de Nématodes. Les suceurs de films algaux sont généralement beaucoup plus abondants au printemps qu'aux autres saisons alors que les mangeurs de dépôts se développent durant les mois d'hiver. Les omnivores-carnivores ne sont pas affectés par les variations saisonnières.

En fait, un développement important des populations de méiofaune peut se produire, à tous les moments de l'année, en fonction des cycles des espèces dominantes, mais aussi de leur aptitude à exploiter les produits d'un stade précis de la dégradation de la matière organique, dont la disponibilité peut être décalée dans le temps par rapport à l'apparition de cette matière.

La forte stabilité saisonnière des densités et de la composition faunistique de ce peuplement de Nématodes sublittoraux peut être attribuée aux faibles variations des paramètres ambiants. A l'amortissement du gradient thermique annuel se superposent en effet des teneurs en matière organique faibles (0.15 à 0.36 % du poids sec), des densités bactériennes peu élevées (0.910^6 à 2.210^8/g PS) et une production primaire modeste qui font de cette communauté un modèle de milieu oligotrophe stable diversifié et prévisible.

Seules les fluctuations saisonnières marquées de l'hydrodynamisme au niveau du fond modifient les caractéristiques du profil d'oxydo-réduction en synergie avec un colmatage des interstices par les pélites apportées par l'estuaire au printemps. Ce changement des gradients physicochimiques verticaux intervient sur la zonation verticale des densités bactériennes et surtout sur celle des Nématodes en favorisant un enfoncement hivernal de la faune.

Les fluctuations saisonnières de la répartition verticale observées chez les Nématodes concourent cependant à renforcer la stabilité annuelle apparente du peuplement par accroissement de l'espace colonisable pour l'ensemble des espèces durant la saison froide défavorable et réduction de celui-ci durant la saison chaude plus favorable.

Dans ce peuplement particulièrement équilibré, constitué d'espèces à reproduction continue faible peu affectées par les fluctuations du milieu, seules neuf espèces parmi les plus dominantes présentent des variations saisonnières significatives, soit de leur abondance, de leur état de maturité ou de leur répartition verticale (Tableau 21). Quelques hypothèses peuvent être formulées quant à leur mode de vie.

Prochromadorella ditlevseni, *Dichromadora cucullata* et *Actinonema celtica* semblent présenter une reproduction continue faible et un cycle relativement long comme l'ensemble des espèces du peu-

Source : MNHN, Paris

Rang annuel moyen	Espèces indicatrices	Fluctuations Abondance	Fluctuations Maturité	Adultes / Juvéniles	Répartition verticale / Fluctuations	Cycles
05	*Prochromadorella ditlevseni*	** Été	0	Stable 1.57 ± 0.25	Homogène Profonde en été	Reproduction faible et continue Cycle long
06	*Dichromadora cucullata*	** Été	0	Stable 1.93 ± 0.33	Homogène Profonde en été	Variations d'abondance par augmentation de la taille de l'habitat
07	*Actinonema celtica*	** Automne Hiver	0	Stable 2.05 ± 0.25	Surface moyenne en hiver-automne	
01	*Richtersia kreisi*	* Printemps	** Été	Stable 0.33 ± 0.08	Profonde 0	Reproduction saisonnière
15	*Anticoma ecotronis*	* Été	** Été	Variable 0.68 ± 0.26	Surface 0	Cycle court
14	*Theristus bastiani*	** Printemps Été	** Été	Stable 0.14 ± 0.12	Homogène Bipolaire	Opportunistes dans une partie de l'habitat Migrations dans l'habitat
16	*Sabatieria celtica*	0	** Automne-Hiver Printemps	Stable 0.22 ± 0.10	Homogène 0	Reproduction saisonnière
10	*Rhynchonema megamphidum*	0	** Été-Automne	Variable 1.05 ± 0.38	Subsurface 0	Cycle court à moyen dans l'ensemble de l'habitat
12	*Ixonema sordidum*	0	** Automne	Variable 1.90 ± 1.25	Surface 0	

TABLEAU 21. — Caractéristiques biologiques des neuf espèces indicatrices des modifications saisonnières de la structure du peuplement. L'absence de fluctuation saisonnière significative de l'abondance, de l'état de maturité ou de la répartition verticale est signalée par le symbole zéro. Une fluctuation significative par une ou deux croix, selon son degré d'importance.

Source MNHN, Paris

plement, mais elles améliorent leur abondance à certaines saisons par une augmentation de la taille de leur habitat sans changement de l'état de maturité. *Richtersia kreisi* et *Anticoma ecotronis* semblent présenter une reproduction plus forte et rapide, un cycle plus court. Une adaptation plus poussée à un niveau donné de la colonne de sédiment durant certaines périodes de l'année, leur permet d'augmenter leur représentation et de se reproduire plus. Le cas de *Theristus bastiani* est plus difficile à interpréter. Bien que présentant les mêmes caractéristiques, l'espèce semble migrer entre la surface et la profondeur.

Enfin, trois espèces *Sabatieria celtica*, *Rhynchonema megamphidum* et *Ixonema sordidum*, présentent des cycles courts à moyen, avec reproduction saisonnière dans l'ensemble de l'habitat.

Ces neuf espèces, plus sensibles que les autres à certaines fluctuations du milieu, doivent être considérées comme *indicatrices* en cas de perturbations accidentelles de la communauté.

Source : MNHN, Paris

REMERCIEMENTS

Ce travail a été présenté dans la première partie d'une thèse de Doctorat d'état, soutenue à la Faculté des Sciences d'Orsay (Paris XI), le 12 Février 1978. Il a été réalisé au Centre d'Études d'Océanographie & de Biologie marine (Station Biologique de Roscoff, 29211) laboratoire propre du C.N.R.S.

Je tiens à remercier toutes les personnes qui ont contribué à son achèvement et particulièrement M^lle *L. CRAS qui a effectué le tri de la méiofaune, Madame S. CHAMROUX qui a réalisé les numérations bactériennes et les dosages de l'azote, Madame C. RIAUX qui a dosé la chlorophylle.*

Source MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

ARLT G. (von), 1973. — Jahreszeitliche Fluktuationen der Meiofauna im Greifwalder Bodden. *Wiss. Zeit. Univ. Rostock, 67*, p. 685-692.

AUFFRET G. A. & DOUVILLE J. L., 1974. — Observation sur la dynamique des sables de la Pierre Noire (Baie de Morlaix, Finistère, France). *Bull. B.R.G.M. Fr.*, (2), IV, p. 5-18.

BACESCO M., DUMITRESCO H., MANEA V., POR F. et MAYER R., 1957. — Les sables à *Corbulomya* (*Aloides*) *maeotica* Mil. — base trophique de premier ordre pour les poissons de la Mer Noire. *Trav. Mus. Hist. nat. « Gr. Antipa », 1*, p. 305-374.

BAYLIS H. A. & DAUBNEY R., 1926. — A synopsis of the families and genera of Nematoda. London (British Museum), 277 p.

BARNETT P. R. O., 1968. — Distribution and ecology of Harpacticoid copepods of an intertidal mudflat. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr., 53*, p. 177-209.

BIANCHI A., 1973. — Variations de la concentration bactérienne dans les eaux et les sédiments littoraux. *Mar. Biol., 22*, p. 23-29.

BOADEN P. J. S., 1968. — Water movement, a dominant factor in interstitial ecology, *Sarsia, 34*, p. 125-136.

BOADEN P. J. S. & PLATT H. M., 1971. — Daily migration patterns in an intertidal meiobenthic community. *Thal. Jugoslav., 7*, p. 1-12.

BOEYE A. WAVENBERGH M. & AERTS M., 1975. — Density and composition of heterotrophic bacterial populations in North Sea sediments. *Mar. Biol., 32*, p. 263-270.

BOUCHER D., 1975. — Production primaire saisonnière du microphytobenthos des sables envasés en baie de Concarneau. *Thèse 3e cycle. Université Bretagne Occidentale*, 113 p.

BOUCHER G., 1970. — Les Nématodes libres marins de la vase terrigène côtière de Banyuls sur mer. Systématique et Écologie. *Thèse 3e cycle. Université, Paris*, 100 p.

BOUCHER G., 1972. — Distribution quantitative et qualitative des Nématodes d'une station de vase terrigène côtière de Banyuls sur mer. *Cah. Biol. mar., 13*, p. 457-474.

BOUCHER G., 1974. — Premières données écologiques sur les Nématodes libres marins d'une station de vase terrigène côtière de Banyuls. *Vie Milieu, 23*, p. 69-100.

BOUCHER G., 1974. — Six espèces nouvelles du genre *Rhynchonema* (Rhynchonematinae-Nematoda). *Cah. Biol. mar.*, 15, p. 447-463.

BOUCHER G., 1975. — Nématodes des sables fins infralittoraux de la Pierre Noire (Manche occidentale). I. Desmodorida, *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 3e sér., *285*, Zool. 195, p. 101-128.

BOUCHER G., 1976. — Nématodes des sables fins infralittoraux de la Pierre Noire (Manche occidentale). II. Chromadorida, *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 3e sér., *352*, Zool. 245, p. 25-61.

BOUCHER G., 1977. — Nématodes des sables fins infralittoraux de la Pierre Noire (Manche occidentale). IV. Enoplida. *Bull. Mus. natn . Hist. nat. Paris*, 3e sér., *463*, Zool. 325, p. 733-752.

BOUCHER G. & HELLEQUET M. N., 1977. — Nématodes des sables fins infralittoraux de la Pierre Noire (Manche occidentale). III. Araeolaimida et Monhysterida. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 3e sér., *427*, Zool. 297, p. 85-122.

CABIOCH L., 1968. — Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche Occidentale. *Cah. Biol. mar., 9* (5), p. 493-720.

Source : MNHN, Paris

Cancela da Fonseca J. P., 1966. — Théorie de l'information et diversité spécifique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 2e sér., *38*, p. 961-968.

Castel J. (1980). — Description des peuplements de copépodes meiobenthiques dans un système lagunaire du Bassin d'Arcachon. Utilisation de modèles de distribution d'abondance. *Cah. Biol. Mar.*, *21*, p. 73-89.

Chamroux S., Boucher G. & Bodin P., 1977. — Étude expérimentale d'un écosystème sableux. II — Évolution des populations de bactéries et de Méiofaune. *Helg. wiss. Meeresunters*, 30, p. 163-177.

Chitwood B. G., 1951. — North American marine Nematodes. *Texas J. Sc.*, *3*, (4), p. 617-672.

Clasing E., 1976. — Annual fluctuations of the meiofauna in the Chinquihue marsh (Puerto Montt Chile). *Stud. Neotrop. Fauna Environ.*, *11* (3), p. 179-198.

Cobb N. A., 1935. — A key to the genera of freeliving nemas. *Proc. helminth. Soc. Wash.*, *2*, p. 1-46.

Colocoloff C., 1972. — Recherche sur la production primaire d'un fond sableux. I. Écologie qualitative des diatomées. *Tethys*, *4*, p. 559-582.

Coull B. C., 1970. — Shallow water meiobenthos of the Bermuda platform. *Oceologia*, *4*, p. 325-357.

Coull B. C., 1972. — Species diversity and faunal affinities of meiobenthic copepoda in the deep-sea. *Mar. biol.*, *14*, p. 48-51.

Daget J., 1976. — Les modèles mathématiques en écologie. Éd. Masson Paris, 172 p.

Daget J., Lecordier C. & Leveque C., 1973. — Notion de nomocénose : ses applications en écologie. *Bull. Soc. Ecol.*, *3* (4), p. 448-462.

Dale N. G., 1974. — Bacteria in intertidal sediments : factors related to their distribution. *Limn. Oceanogr.* *19* (3), p. 509-518.

Davies J. M., 1975. — Energy flow through the henthos in a scottish sea loch. *Mar. Biol.*, *31*, p. 353-362.

De Bovee F. & Soyer, J. 1974. — Cycle annuel quantitatif du meiobenthos des vases terrigènes côtières. Distribution verticale. *Vie Milieu*, *24* (1), sér. B, p. 147-157.

De Coninck L., 1965. — Systématique des Nématodes. In : Traité de Zoologie Anatomie, Systématique, Biologie. Éd. Grassé Paris, p. 586-681.

Dinet A., 1972. — Étude écologique des variations quantitatives annuelles d'un peuplement de copépodes Harpacticoides psammiques. *Thethys*, *4* (1), p. 95-112.

Dytlevsen H., 1923. — Sur quelques Nématodes libres (Côtes des Bretagne et Rockall). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, *48*, p. 178-203.

Elliot J. M. & Decamps H., 1973. — Guide pour l'analyse statistique des échantillons d'invertébrés benthiques. *Ann . Limnol., Toulouse*, *9* (2), p. 79-120.

Elmgren R., 1973. — Methods of sampling sublittoral soft bottom meiofauna. *Oikos*, *15*, p. 112-120.

Faure-Fremiet E., 1951. — The tidal rhythm of the diatom *Hantzschia amphioxys*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, *100*, p. 59-70.

Fenchel T., 1969. — The ecology of marine microhenthos. IV — Structure and function of the benthic ecosystem, its chemical and physical factors and the microfauna communities with special reference to the ciliated Protozoa. *Ophelia*, *6*, p. 1-182.

Fenchel T., 1971. — The reduction oxydation properties of marine sediments and the vertical distribution of the microfauna. *Vie Milieu*, *22*, p. 509-521.

Fenchel T. & Jansson B. O., 1966. — On the vertical distribution of the microfauna in the sediments of a brackish water beach. *Ophelia*, *3*, p. 161-177.

Fenchel T., Jansson B. O. & Thun W. (von), 1967. — Vertical and horizontal distribution of the metazoan microfauna and some physical factors in the sandy beach in the northern part of the Oresund. *Ophelia*, *4*, p. 227-243.

Fenchel T. M. & Riedl J., 1970. — The sulfide system : a new biotic community underneath the oxidized layer of marine sand bottoms. *Mar. Biol.*, *7*, p. 255-268.

Fenchel T. & Straarup B. J., 1971. — Vertical distribution of photosynthetic pigments and the penetration of light in marine sediments. *Oikos*, *22* (2), p. 172-182.

Filipjev I., 1918-1921. — Freeliving marine nematodes of the Sevastopol area. In Israel program for scientific translations, Jerusalem ed. by M. Raveh, part 1, p. 1-255 ; part 2, p. 1-203.

Source : MNHN, Paris

GENTIL F., 1976. — Distribution des peuplements benthiques en Baie de Seine. *Thèse 3e cycle Université Paris VI*, 70 p.

GERLACH S. A., 1956. — Diagnosen neuer Nematoden aus der Kieler Bucht. *Kiel. Meeresforsch., 12*, p. 85-110.

GERLACH S. A., 1958. — Die Nematoden Fauna der sublitoralen Region in der Kieler Bucht. *Kieler Meeresforsch., 14*, p. 64-90.

GERLACH S. A., 1971. — On the importance of marine meiofauna for benthos communities. *Oecologia* (Berl), *6*, p. 176-190.

GERLACH S. A., 1976. — Meeresverschmutzung. Diagnose und Therapie Springer Verlag Berlin, 145 p.

GERLACH S. A., 1978. — Food-chain relationships in subtidal silty sand marine sediments and the role of meiofauna in stimulating bacterial productivity. *Oecologia* (Berl). *33*, p. 55-69.

GERLACH S. A. & RIEMANN F., 1973 et 1974. — The Bremerhaven checklist of aquatic nematodes. *Veröff. Inst. Meeresfrosch. Bremerh., 4* (1 et 2), 734 p.

GERLACH S. A. & SCHRAGE M., 1971. — Life cycles in marine meiobenthos. Experiments at various temperature with *Monhystera disjuncta* and *Theristus pertenuis* (Nematoda). *Mar. Biol., 9*, p. 274-280.

GERLACH S. A. & SCHRAGE M., 1972. — Life cycles at low temperatures in some free-living nematodes. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh., 14*, p. 5-11.

GRAY J. S., 1974. — Sample size and sample frequency in relation to the quantitative sampling of sand meiofauna. *Smithsonian contrib. Zool., 76*, p. 191-197.

GRAY J. S. & RIEGER R. M., 1971. — A quantitative study of the meiofauna of an exposed sandy beach, at Robin Hood's Bay Yorkshire. *J. mar. biol. Ass. U.K., 51*, p. 1-19.

HARRIS R. P., 1972 *a*. — Seasonal change in population density and vertical distribution of harpacticoid copepods on an intertidal sand beach. *J. mar. biol. Ass. U.K., 52*, p. 493-505.

HARRIS R. P., 1972 *b*. — Horizontal and vertical distribution of the interstitial copepods of a sandy beach. *J. mar. biol. Ass., U.K., 52*, p. 375-387.

HEALY M. J. R., 1962. — Some basic statistical technique in soil zoology. In : MURPHY. Progress in soil zoology, London, Butterworths, p. 3-9.

HEIP C. & DECREAMER W., 1974. — The diversity of nematodes communities in the southern North Sea. *J. mar. biol. Ass. U.K., 54*, p. 251-255.

HEIP C. & SMOL N., 1976. — Influence of temperature on the reproductive potential of two brackish water Harpacticoids (Crustacea — Copepoda). *Mar. Biol., 35*, p. 327-334.

HEIP C., WILLEMS K. A. & GOOSSENS A., 1977. — Vertical distribution of meiofauna and the efficiency of the Van Veen grab on sandy bottoms in lake Grevelingen (The Netherlands). *Hydrobiol. Bull., 11* (2), p. 35-45.

HICKEL W., 1969. — Sedimentbeschaffenheit und Bakteriengehalt im Sediment eines zukünfitgen Verklappungs gebietes von Industrieabwässern nordwestlich Helgolands. *Helgoländer wiss. Meeresunters, 19*, p. 1-20.

HOPE W. D., 1976. — The current status of the systematics of marine nematodes. *Smithsonian contrib. Zool., 76*, p. 33-36.

HOPE W. D. & MURPHY D. G., 1972. — A taxonomic hierarchy and checklist of the genera and higher taxa of marine nematodes. *Smithsonian Contr. Zool., 137*, 101 p.

HOPPER B. E., FELL J. W. & CEFALU R. C., 1973. — Effect of temperature on life cycles of nematodes associated with the mangrove (*Rhizophora mangle*) detrital system. *Mar. Biol.*, p. 293-296.

HOPPER B. E. & MEYERS S. P., 1966. — Observations on the bionomics of the marine nematode *Metoncholaimus sp. Nature*, vol. 209, 5026, p. 899-900.

HOPPER B. E. & MEYERS S. P., 1967 *a*. — Folücolous marine nematodes on turtle grass, *Thalassia testudinum* König in Biscayne Bay, Florida. *Bull. mar. Sc.*, 17 (2), p. 471-517.

HOPPER B. E. & MEYERS S. P., 1967 *b*. — Population studies on benthic nematodes within a subtropical seagrass community. *Mar. Biol.*, 1, p. 85-96.

INAGAKI H., 1967. — Mise au point de la loi de Motomura et essai d'une écologie évolutive. *Vie Milieu*, sér. B, *18*, p. 153-166.

Source : MNHN, Paris

JONES N. S., 1950. — Marine bottom communities. *Biol. Rev.*, *25* (3), p. 283-313.

JUARIO J., 1975. — Nematode species composition and seasonal fluctuation of a sublittoral meiofauna community in the German Bight. *Veröff. Instiff. Meeresforsch. Bremerh.*, *15*, p. 283-337.

KANWISHER J., 1962. — Gas exchange of shallow marine sediments. In : The environmental chemistry of marine sediments. Ed. by N. Marshall, Univ. Rhode Island Occasional Publication n° 1, p. 12-19.

KING C. H., 1962. — Some aspects of ecology of psammolittoral nematodes in the north-eastern Gulf of Mexico. *Ecology*, *43* (3), p. 515-523.

KING C. E., 1964. — Relative abundance of species and Mac Arthur's model. *Ecology*, *45* (4), p. 716-727.

KREIS H. A., 1929. — Freilebende marine nematoden von der Nordwestküste Frankreichs (Trebeurden, Côtes du Nord). *Capita Zool.*, *2* (7), p. 1-98.

KROGH A. & SPARCH R., 1936. — On a new bottom-sampler for investigation of the microfauna of the sea bottom. *K. danske Vidensk. Selsk. Skr. Biol. Medd.*, *13*, p. 1-12.

LITCHFIELD C. D. & FLOONGATE G. D., 1975. — Biochemistry and microbiology of some Irish Sea sediments : II Bacteriological analyses. *Mar. Biol.*, *30*, p. 97-103.

LORENZEN C. J., 1966. — A method for the continuous measurement of in vivo chlorophyll concentration. *Deep-Sea Res.*, *13*, p. 223-227.

LORENZEN S., 1974. — Die Nematodenfauna der sublitoralen Region der Deutschen Bucht, insbesondere im Titan-Abwasser-gebiet bei Helgoland. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, *14*, p. 305-327.

LUC M. & DE CONINCK L., 1959. — Nématodes libres marins de la région de Roscoff. *Archs. Zool. exp. gén.*, *98* (2), p. 103-165.

MAC ARTHUR R. H., 1957. — On the relative abundance of bird species. *Amer. Natur.*, *44* (874), p. 25-36.

MAC ARTHUR R. H. & WILSON E. O., 1967. — The theory of island biogeography. Princeton Univ . Press. Princeton, N.J., 203 p.

MAC INTYRE A. D., 1964. — Meiobenthos of sub-littoral muds. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, *44*, p. 665-674.

MAC INTYRE A. D., 1969. — Ecology of marine meiobenthos. *Biol. Rev.*, *44*, p. 245-290.

MAC INTYRE A. D., 1971 *a*. — Deficiency of gravity corers for sampling meiobenthos and sediments. *Nature*, *231* (5300), p. 260.

MAC INTYRE A. D., 1971 *b*. — Observations on the status of subtidal meiofauna research. *Smithsonian Contrib. Zool.*, *76*, p. 149-154.

MAC INTYRE A. D. & MURISON D. J., 1973. — The meiofauna of a flatfish nursery ground. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, *53*, p. 93-118.

MARE M. F., 1942. — A study of a marine benthic community with special reference to the micro-organisms. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, *25*, p. 517-554.

MATTHEWS J. B. L., 1964. — On the biology of some bottom living copepods (Aetideidae and Phaennidae from Western Norway. *Sarsia*, *16*, p. 1-46.

MEADOWS P. S. & ANDERSON J., 1968. — Micro-organisms attached on sand grain. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, *48*, p. 161-175.

MEYERS S. P., HOPPER B. E. & CEFALU C., 1970. — Ecological investigations of the marine nematode. *Metoncholaimus scissus.*, *Mar. Biol.*, *6*, p. 43-47.

MOLLER VON S., BRENNING U. & ARLT G., 1976. — Untersuchungen über die Meiofauna des Barther Boddens unter besonderer Berücksichtigung der Nematoden. *Wiss. Univ. Rostock*, *25* (3), p. 271-281.

MOORE H. B., 1931. — The muds of the Clyde Sea area. III Chemical and physical conditions ; rate and nature of sedimentation ; and fauna. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, *17*, p. 325-358.

MUUS B. J., 1967. — The fauna of Danish estuaries and lagoons. *Meddr. Danm. Fisk. og-Havunders*, *5*, p. 1-316.

NOROT C., 1978. — Cycles biologiques de quelques espèces de copépodes Harpacticoides psammiques. *Tethys*, *8* (3), p. 241-248.

NYHOLM K. G. & OLSSON I., 1973. — Seasonal fluctuations of the meiobenthos in an estuary of the Swedish West Coast. *Zoon*, *1*, p. 69-76.

Source : MNHN, Paris

Ott J. A., 1967. — Vertikalverterlung von Nematoden in Bestanden von Nordadriatischer Sargassaceen. *Helg. wiss. Meeresunters., 15*, p. 412-428.

Ott J. A., 1972 *a*. — Determination of fauna boundaries of nematodes in an intertidal sand flat. *Int. rev. ges. Hydrobiol., 57*, p. 645-663.

Ott A. J., 1972 *b*. — Studies on the diversity of the nematode fauna in intertidal sediments. *Fifth Europ. mar. Biol. Symp.* Ed. Piccin Padova, p. 275-285.

Palmer J. D. & Rounn F. E., 1965. — Persistent vertical migration rhythms in benthic microflora 1. The effect of light and temperature on the rythmic behaviour of *Euglena obtusa*. *J. mar. biol. Ass. U.K., 45*, p. 567-582.

Palmer J. D. & Rounn F. E., 1967. — Persistent vertical migration rhythms in benthic microflora, VI. The tidal and diurnal nature of the rhythm in the diatom *Hantzchia virgata*. *Biol. Bull., 132*, p. 44-45.

Pamatmat M. M., 1968. — Ecology and metabolism of a intertidal sandflat. *Int. Revue. Ges. Hydrobiol., 53*, p. 211-298.

Peres J. M. & Picard J., 1964. — Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Rec. Trav. Stat. mar. Endoume, 31* (47), p. 1-137.

Perkins E. J., 1958. — Microbenthos of the shore at Whitstable, Kent. *Nature, Lond., 181*, 791 p.

Petter A., 1966. — Équilibre des espèces dans les populations de Nématodes parasites du colon des tortues terrestres. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, sér., A., Zool., *39* (1), p. 1-252.

Pianka E. R., 1970. — On r and K selection. *Amer. Natur., 104*, p. 592-597.

Platt H. M., 1977. — Vertical and horizontal distribution of free-living marine nematodes from Strangford Lough, Northern Ireland. *Cah. Biol. mar., 28*, p. 261-273.

Preston F. W., 1948. — The commonness and rarity of species. *Ecology, 29*, p. 254-283.

Pugh K. B., Andrews A. R., Gibbs C. F., Davis J. & Floongate G. D., 1974. — Some physical, chemical and microbiological characteristics of two beaches of Anglesey. *J. exp. mar. Biol. Ecol., 15* (3), p. 305-334.

Rees C. B., 1940. — A preliminary study of the ecology of a mudflat. *J. mar. biol. Ass. U.K., 24*, p. 185-199.

Renaud-Debyser R., 1963. — Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables. Bassin d'Arcachon, Ile de Bimini, Bahamas. *Vie Milieu, 15*, (suppl.), p. 1-157.

Rheineimer (von) G. & Kullmann K. H., 1972. — Untersuchungen über den Backterien — imd Hefegehalt von Wasser imd sand an einem Badestrand der Ostseekuste. *Kieler Meeresforsch., 28*, p. 204-212.

Riaux C., 1977. — Contribution à l'étude de facteurs déterminant l'évolution de la biomasse phytoplanctonique dans l'estuaire de la Penzé (Nord-Finistère). Évolution comparée des phénomènes dans l'eau et les sédiments sous-jacents. *Thèse Univ. Pierre et Marie Curie Paris VI*, 137 p.

Rieger R. & Ott J. A., 1971. — Gezeitenbedingte Wanderungen von Turbellaren und Nematoden eines Nord Adriatischen Sandstrands. *Vie Milieu, 22*, (Suppl.), p. 125-135.

Rounn F. E. & Eaton J. W., 1966. — Persistent, vertical-migration rhythms in benthic microflora. The rhythm of epipelic algae in a freswater pond. *J. Ecol., 54*, p. 609-615.

Schad G. A., 1963. — The ecology of co-occurring congeneric pinworms in the Tortoise *Testudo graeca*. In Proc. of the XVIth International Congress of Zoology. Washington, 223 p.

Scheibel W., 1973. — Quantitative ökologische Untersuchungen am uferfernen mesopsammon in der Kieler Bucht. *Kieler Meeresforsch., 29*, p. 58-68.

Schmidt P., 1968. — Die quantitative Verteilung und Population dynamik des Mesopsammons am gezeiten — Sandstrand der Nordseeinsel Sylt. I. Faktorengefüge und biologische gliederung des Lebensraumes. *Int. Revue. ges. Hydrobiol., 53* (5), p. 723-779.

Schmidt P., 1969. — Die quantitative Verteilung und Population dynamik des Mesopsammons am gezeiten-Sandstrand der Nordseeinsel Sylt. II. Quantitative Verteilung und Populations dynamik einzehner Arten. *Int. Revue ges. Hydrobiol., 54* (1), p. 95-174.

Schmidt P., 1972 *a*. — Zonierung und Jahreszeitliche Fluktuationen des Mesopsammons im Sandstrand von Schilksee (Kieler Bucht). *Mikrofauna Meeresbodens, 10*, p. 353-410.

Schmidt P., 1972 *b*. — Zonierung und jahreszeitliche Fluktuationen der interstitiellen Fauna in Sandstränden des gebietes von Tromsø (Norwegen). *Mikrofauna Meeresbodens, 12*, p. 81-164.

Source : MNHN, Paris

Schneider W., 1939. — Freilebende und Pflanzenparasitische Nematoden. In : Dahl F., *Die Tierwelt Deutschlands*, Jena 1939, *36*, 260 p.

Siegel S., 1956. — Nonparametric statistics for the behavioral Sciences. Ed. International student, 312 p.

Skoolmun P. & Gerlach S. A., 1971. — Jahreszeitliche Fluktuationen der Nematodenfauna im Bezeitenbereich des Weser Astuars (Deutsche Bucht). *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, *13*, p. 119-138.

Smidt E. L. B., 1951. — Animal in the danish Waddensea. *Meddr. Danm. Fisk.-og Havunders.*, *11*, p. 1-151.

Southern R., 1914. — Nematelmia, Kinorhyncha and Chaetognatha. *Proc. R. Ir. Acad.*, *31*, p. 1-80.

Soyer J., 1971. — Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. V. Densités et biomasses du méiobenthos. *Vie Milieu*, *22*, p. 351-424.

Steele J. H. & Baird I., 1968. — Production ecology of a sandy beach. *Limnol. Oceanogr.*, *13*, p. 13-25.

Stekhoven-Schuurmans J. H., 1935. — Nematoda : Systematischer Teil, Nematoda errantia. In : Grimpe G. and Wagler E., Die Tierwelt der Nord und Ostsee (Leipzig 1935), 5 b, 173 p.

Stephens K., Sheldon R. N., & Parsons T. R., 1967. — Seasonal variation in the availability of food for benthos in a costal environment, *Ecology*, *48* (5), p. 852-855.

Taylor W. R., 1964. — Light and photosynthesis in intertidal benthic diatoms. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, *10*, p. 29-37.

Teal J. M. & Wieser W., 1966. — The distribution and ecology of nematodes in a gorgia salt marsh. *Limnol. Oceanogr.*, *11*, p. 217-222.

Thorson G., 1957. — Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). *Mem. geol. Soc. Amer.*, *67*, p. 461-534.

Tietjen J. H., 1969. — The ecology of shallow water meiofauna in two New England estuaries. *Oecologia*, *2*, p. 251-291.

Tietjen J. H., 1977. — Population distribution and structure of free living nematodes of Long Island Sound. *Mar. Biol.*, *43* (2), p. 123-136.

Tietjen J. H. & Lee J. J., 1972. — Life cycles of marine nematodes. Influence of temperature and salinity on the development of *Monhystera denticulata* Timm. *Oecologia* (Berl.), *10*, p. 167-176.

Tietjen J. H. & Lee J. J., 1977. — Life histories of marine nematodes. Influence of temperature and salinity on the reproductive potential of *Chromadorina germanica* Bütschli. *Mikrofauna Meeresbodens*, *61*, p. 263-270.

Uhlig G., Thiel H. & Gray J. S., 1973. — The quantitative separation of meiofauna. A comparison of methods. *Helg. wiss. Meeresuntersa.*, *25* (1), p. 173-195.

Villot A., 1875. — Recherches sur les Helminthes libres et parasites des côtes de Bretagne. *Archs. Zool. exp. gén.*, *4*, p. 451-482.

Vitiello P., 1967 *a*. — Nématodes libres marins de Roscoff. I — Description de cinq espèces nouvelles. *Cah. Biol. mar.*, *8*, p. 403-416.

Vitiello P., 1967 *b*. — Deux nouvelles espèces du genre Rhynchonema (Nematoda Monhysteridae). *Soc. Zool. Fr.*, *92* (1), p. 113-121.

Vitiello P., 1968. — Variation de la densité du microbenthos sur une aire restreinte. *Rec. Trav. St. mar. End.*, *43* (59), p. 261-270.

Vitiello P., 1972. — Peuplements de Nématodes marins des fonds envasés de Provence occidentale. *Thèse Univ. Aix-Marseille*, 190 p.

Vitiello P., 1975. — Peuplements de Nématodes marins des fonds envasés de Provence. I. Sédiments vaseux de mode calme et vases terrigènes côtières. *Ann. Inst. océanogr. Paris*, *50* (2), p. 145-172.

Ward A. R., 1973. — Studies on the sublittoral free-living nematodes of Liverpool Bay. I. The structure and distribution of the nematodes populations. *Mar. Biol.*, *22*, p. 53-66.

Ward A. R., 1975. — Studies on the sublittoral free-living nematodes of Liverpool Bay. II. Influence of sediment composition on the distribution of marine nematodes. *Mar. Biol.*, *30*, p. 217-225.

Warwick R. M. & Buchanan J. B., 1970. — The meiofauna of the coast off Northumberland. I. The structure of the nematodes population. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, *50* (1), p. 129-146.

Source : MNHN, Paris

Warwick R. M. & Buchanan J. B., 1971. — The meiofauna off the coast of Northumberland. II. Seasonal stability of the nematodes population. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, *51*, p. 355-362.

Westheide W., 1968. — Zur quantitativen Verteilung von Bakterien und Hefen in einem gezeitenstrand der Nordseekuste. *Mar. Biol.*, *1*, p. 336-347.

Wieser W., 1953 *a*. — Die Beziehung zwischen Mundhohlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden. *Ark. Zool., Ser. 2*, *4*, p. 439-484.

Wieser W., 1953 *b*. — Free-living marine nematodes. I. Enoploidea. *Acta Univ. lund.* (N. F. 2), *49* (6), p. 1-155.

Wieser W., 1954. — Free-living marine nematodes. II. — Chromadoroidea. *Acta Univ. lund.* (N. F. 2), *50* (16), p. 1-148.

Wieser W., 1956. — Free-living marine nematodes. III. — Axonolaimoidea and Monhysteroidea. *Acta Univ. lund.* (N. F. 2), *52* (13), p. 1-115.

Wieser W., 1959 *a*. — Free-living nematodes. IV. — General part. *Acta Univ. lund.* (N. F. 2), *55* (5), p. 1-111.

Wieser W., 1959. *b* — Free-living nematodes and other small invertebrates of Puget Sound beaches. Univ. Washington Press. Seattle., 179 p.

Wieser W., 1960. — Populationsdichte und Vertikal-verteilung der Meiofauna mariner Böden. *Int. Rev. Hydrobiol.*, *45*, p. 487-492.

Wieser W., 1964. — Biotopstrucktur und Besieddlungsstruktur. *Helgoländer wiss. Meeressunters*, *10*, p. 359-376.

Wieser W., 1975. — The meiofauna as a tool in the study of habitat heterogeneity : ecophysiological aspects. A review. *Cah. Biol. mar.*, *16*, p. 647-670.

Wieser W. & Kanwisher J., 1960. — Growth and metabolism in a marine nematode, *Enoplus communis* Bastian. *Z. vergl. Physiol.*, *43*, p. 29-36.

Wieser W. & Kanwisher J., 1961. — Ecological and physiological studies on marine nematodes from a small salt marsh near Woods Hole, Massachussetts. *Limnol. Oceanogr.*, *6*, p. 262-270.

Wieser W. & Hopper B., 1967. — Marine nematodes of the east coast of north America. I. Florida. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, *135*, p. 239-344.

Wieser W., Ott J., Schiemer F. & Gnaiger E., 1974. — An ecophysiological study of some meiofauna species inhabiting a sandy beach at Bermuda. *Mar. Biol.*, *26* (3), p. 235-248.

Wieser W. & Schiemer F., 1977. — The ecophysiology of some marine nematodes from Bermuda : seasonal aspects. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, *26*, p. 97-106.

Williams C. B., 1964. — Patterns in the balance of nature and related problems in quantative ecology. Acad. Press, London, 324 p.

Yeates G. W., 1970. — The diversity of soil nematode fauna. *Pedobiologia*, *10*, p. 104-107,

Yentsch C. S. & Menzel D. W., 1963. — A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Res.*, 10, p. 221-231.

Distribué le 20 mai 1980.

Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE

2 584 016 6 04

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

17 JUIN 1980

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Adansonia. Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.
Alexanor. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée, 45, rue de Buffon, 75005 Paris.
Annales de Paléontologie (Vertébrés et Invertébrés). Laboratoire de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.
Annales de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Annuaire des Arachnologistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), 61, rue de Buffon, 75005 Paris.
Annuaire des Myriapodologistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).
Bulletin du Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux. C.R.B.P.O., 55, rue de Buffon, 75005 Paris.
Bulletin d'Écologie. Laboratoire d'Écologie générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.
Bulletin de Liaison des Musées d'Histoire naturelle. Inspection générale des Musées d'Histoire naturelle de Province, Service national de Muséologie, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
Bulletin de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Bulletin de la Société d'Ethnozoologie et d'Ethnobotanique. Laboratoire d'Ethnobotanique et d'Ethnozoologie, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
Cahiers des Naturalistes. Laboratoire de Zoologie (Vers), 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
Cahiers de Paléontologie. Laboratoire de Paléontologie.
Cybium. Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
Entomologiste (L'). Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Faune de Madagascar. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Flore du Cambodge, du Laos et du Viet-Nam. Laboratoire de Phanérogamie.
Flore du Cameroun. Laboratoire de Phanérogamie.
Flore du Gabon. Laboratoire de Phanérogamie.
Flore de Madagascar et des Comores. Laboratoire de Phanérogamie.
Flore de la Nouvelle Calédonie et Dépendances. Laboratoire de Phanérogamie.
Index Seminum. Service des Cultures, 43, rue de Buffon, 75005 Paris.
Journal d'Agriculture traditionnelle et de Botanique appliquée. Laboratoire d'Ethnobotanique et d'Ethnozoologie.
Mammalia. Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), 55, rue de Buffon, 75005 Paris.
Objets et Mondes. Laboratoire d'Ethnologie. Musée de l'Homme, Palais de Chaillot, place du Trocadéro, 75116 Paris.
Revue Algologique. Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue de Buffon, 75005 Paris.
Revue Bryologique et Lichénologique. Laboratoire de Cryptogamie.
Revue d'Écologie et Biologie du Sol. Laboratoire d'Écologie générale.
Revue française d'Entomologie. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Revue internationale Acarologia. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).
Revue de Mycologie. Laboratoire de Cryptogamie.

Source : MNHN, Paris